

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie



Bc. Tereza Zenklová

Hnízdní a zpěvní aktivita ptáků afrotropického deštného lesa

podél gradientu nadmořské výšky

Breeding and singing activity of rainforest birds

along an elevational gradient in tropical Africa

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Školitel: RNDr. Ondřej Sedláček, Ph.D.

Praha 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne

Tereza Zenklová

Poděkování:

Na prvním místě bych chtěla poděkovat svému školiteli, Ondřeji Sedláčkovi, za cenné rady, odbornou pomoc a trpělivost. Dále děkuji Janě Vokurkové a Michalu Ferencovi za četné konzultace, příspěvky a za pomoc se statistickým zpracováním dat. Děkuji také všem, kteří se podíleli na sběru dat (především David Hořák, Tomáš Albrecht a kolegové) a poslechu nahrávek (Francis Njie Motombi) a v neposlední řadě také své rodině za podporu a trpělivost. Data pro moji diplomovou práci byla sbírána v rámci grantového projektu GAČR (P505/11/1617) a GAUK (1282214).

Abstrakt

V porovnání s mírným pásmem jsou tropické oblasti považovány za stabilní prostředí. To platí především pro teplotu a délku dne, díky čemuž je zde relativně stálá nabídka potravy. Podle obecného předpokladu tedy tropičtí ptáci, především pak druhy vázané na deštné lesy, mohou hnízdit po většinu roku. I zde však může být hnízdění synchronizováno s některými proměnlivými podmínkami prostředí, zejména se srážkami a dobou největší hojnosti potravy. Proto lze předpokládat, že i v tropickém lese existuje sezonalita v hnízdní i zpěvní aktivitě. Data k testování podobných předpokladů ovšem dosud zcela chybí. V první části práce jsem se zaměřila na sezonalitu hnízdní aktivity u různých potravních guild ptáků tropického deštného lesa na Kamerunské hoře ve třech nadmořských výškách – v nížinném, submontánním a horském lese. Druhou část práce jsem zaměřila na sezonalitu zpěvní aktivity na úrovni společenstva i jednotlivých druhů a porovnávala jsem je s daty hnízdní aktivity. Míra hnízdní aktivity se mezi jednotlivými potravními guildami v různých obdobích lišila a ukázaly se tak preference různých období pro hnízdění u jednotlivých guild. Začátek období sucha preferovala většina skupin, především hmyzožravců. Výjimku tvořili druhy lovící bezobratlé na zemi – ti hnízdili naopak ve vrcholném období dešťů. Oproti mým předpokladům jsem neprokázala výrazný rozdíl v hnízdní aktivitě podobných guild mezi jednotlivými nadmořskými výškami. Rozdíl se však ukázal v počtu vokalizujících druhů. Nejvíce druhů bylo zaznamenáno v nížinném lese, kde byl také největší druhový obrat v průběhu roku. Ve všech nadmořských výškách jsem prokázala závislost počtu zpívajících druhů na srážkách a teplotě. S rostoucím množstvím srážek a s klesající teplotou klesal počet zpívajících druhů. U vybraných druhů jsem sledovala různou míru zpěvní aktivity v průběhu roku. Jednotlivé druhy byly více hlasově aktivní během období, kdy jsem prokázala vyšší míru hnízdní aktivity příslušné potravní guildy. Prokázala jsem tak souvislost zpěvní a hnízdní aktivity u tropických ptáků.

Klíčová slova: tropický deštný les, sezonalita hnízdění, zpěvní aktivita, altitudinální gradient, Kamerunská hora

Abstract

Tropical areas are usually expected to be a stable environment when compared to the temperate zone. This is true especially for the temperature and the day length which ensure relatively stable food supply. As a consequence, tropical birds, especially rainforest species, are thought to breed all year round. But even in the tropics, breeding can be synchronized with some fluctuating environmental conditions such as rainfall and differences in food supply and breeding and singing activity may occur seasonally in tropical rainforest as well. But the data for testing these assumptions are still scarce. In the first part of my thesis, I focused on the seasonality in breeding activity in various feeding guilds of birds inhabiting tropical rainforest on Mount Cameroon in three different elevations – lowland, submontane and montane forest. The second part focuses on the seasonality in singing activity at both population and species level. I also compared singing activity with the data on breeding activity. The extent of breeding activity differed between feeding guilds and I showed preferences of different guilds to different seasons for breeding. Most of the groups, especially insectivorous birds, bred in the beginning of the dry season, except of species searching for invertebrates on the ground. These species bred mostly during the wet season. Contrary to my assumptions, I did not find any significant differences in breeding activity between elevations. But I found significant difference in the number of species vocalizing between elevations. Most of the species were recorded in the lowland forest where there was also the highest species turnover in the course of the year. The number of species vocalizing was dependent on the amount of rainfall and the temperature in all three elevations. The number of species decreased with increasing amount of rainfall and decreasing temperature. In some selected species I observed different singing activity in the course of the year. Species sang more often during the season when higher breeding activity of corresponding guild was confirmed. Thus, I confirmed relation between breeding and singing activity in tropical birds.

Key words: tropical rainforest, breeding seasonality, singing activity, altitudinal gradient, Mount Cameroon

Obsah

1. Úvod	1
1.1. Sezonalita v tropech	2
1.2. Sezonalita hnízdění ptáků v tropech	3
1.3. Vliv nadmořské výšky na načasování hnízdění	6
1.4. Mechanismy načasování hnízdění ptáků v tropech	7
1.5. Indikátory hnízdění v tropech	9
1.6. Zpěvní aktivita ptáků v tropech	10
1.7. Cíle práce	11
2. Materiál a metody	13
2.1. Studované území	13
2.2. Sběr dat	16
2.2.1. Odchyty ptáků	16
2.2.2. Záznamy zpěvní aktivity ptačích společenstev	20
2.3. Analýza dat	21
2.3.1. Odchyťová data	21
2.3.2. Zpěvní aktivita	22
3. Výsledky	25
3.1. Míra hnízdní (pohlavní) aktivity	25
3.1.1. Nížinný les (350 a 650 m n. m.)	27
3.1.2. Les střední výšky (950, 1100 a 1500 m n. m.)	32
3.1.3. Horský les (1800 a 2200 m n. m.)	36
3.2. Mezielevační rozdíly v míře hnízdní aktivity	40
3.3. Zpěvní aktivita ptačích společenstev	42
3.3.1. Druhová bohatost zpívajících společenstev v průběhu roku	42
3.3.2. Souvislost počtu zpívajících druhů s environmentálními proměnnými	44
3.3.3. Míra zpěvní aktivity společenstev během roku	48
3.3.4. Časová obměna zpívajících společenstev během roku	50
3.4. Zpěvní aktivita vybraných druhů	52
4. Diskuze	57
4.1. Limity práce	58
4.2. Hnízdní aktivita potravních guild v různých obdobích	59
4.3. Sezonalita zpěvní aktivity	66
5. Závěr	72
Seznam literatury	74
Appendix	82

1. Úvod

V relativním srovnání s mírným pásmem jsou tropické oblasti tradičně považovány za stálé prostředí s příznivými podmínkami po celý rok. V porovnání s mírným pásmem zde nenalezneme pravidelné a většinou výrazné rozdíly mezi ročními obdobími. Na druhou stranu prostředí se pravidelně a často velmi výrazně mění i na většině území mezi obratníky (Wikelski *et al.* 2000, David *et al.* 2012). Zatímco v mírném pásu se organismy potýkají především se sezónními změnami teplot, v tropech se jedná spíše o změny v množství srážek v průběhu roku (Karr 1976, Wright a Cornejo 1990, Hau *et al.* 2008). I v blízkosti rovníku můžeme rozeznávat střídající se období dešťů a sucha (Serle 1981). Dostupnost vody ovlivňuje jak biogeochemické cykly, tak primární produktivitu, a tedy i fenologii rostlin (Briggs a Knapp 1995). Rozdíly v rozložení srážek daly vzniknout různým typům tropických biomů, od polopouští, přes travnaté, křovinaté a stromové savany, přechodové řídké lesy (*open woodlands*), tropické střídavé lesy (*dry forest*), až po tropické deštné lesy. Přitom není důležité jen celkové množství srážek za rok, ale také rozložení jejich spadu během roku, počet deštivých dnů za rok a načasování příchodu dešťů, které ovlivňuje například opad listů nebo kvetení (David *et al.* 2012, Feng *et al.* 2013).

Rozložení srážek v průběhu roku a s tím spojená fenologie rostlin a abundance hmyzu může následně ovlivňovat i hnízdění ptáků v tropech. Dlouho se předpokládalo, že v těchto oblastech ptáci hnízdí po celý rok, ovšem jak některé studie ukazují (například Chapman 1995, Wikelski *et al.* 2000, Stouffer *et al.* 2013), i zde je hnízdění ptáků mnohdy výrazně sezónní. Sezonalita se také projevuje s gradientem nadmořské výšky a patnosti hnízdění se v jednotlivých elevacích mohou lišit (Serle 1981, Tye 1992, Fotso 1996). Podrobnější data o hnízdní aktivitě ptáků mnoha tropických regionů a biomů, především z oblasti deštného lesa Afriky, však stále chybí.

V této práci se budu zabývat mírou hnízdní (pohlavní) aktivity ptáků na Kamerunské hoře v různých obdobích v průběhu roku a rozdíly v patnosti hnízdění mezi nížinným, submontánním a horským lesem.

Přímé pozorování hnízdění ptáků v prostředí tropického deštného lesa je velmi obtížné, proto se zaměřím na nepřímé indikátory hnízdění, především na přítomnost hnízdních nažin nebo spermií u odchycených jedinců, případně výskyt juvenilních jedinců v odchycích. Ve druhé části práce se zaměřím na míru zpěvné aktivity ptačích společenstev během celého roku, a to

v nížině (350 m), středních nadmořských výškách (1100 m) i horském lese (2300 m). K monitoringu zpěvní aktivity sloužila speciální nahrávací zařízení, která automaticky zaznamenávala celoroční hlasovou aktivitu ptáků.

1.1. Sezonalita v tropech

Obečně je v tropech pozorován nárůst počtu kvetoucích stromů na přelomu období sucha a dešťů (Carpenter *et al.* 2003). Většina druhů tak má plody během období dešťů nebo těsně před vrcholem tohoto období (David *et al.* 2012). Naproti tomu poměr stromů, které mají plody po celý rok, je nejspíš malý (Bendix *et al.* 2006). Zdá se tedy, že množství srážek má pozitivní vliv na počet plodících rostlin. Tato korelace byla pozorována v různých oblastech – například v horském deštném lese v jižním Ekvádoru (Bendix *et al.* 2006), v submontánním deštném lese na Filipínách (Hammann 2004) nebo v dipterokarpovém lese v Malajsii (Sakai *et al.* 1999). Pro stromy je takovéto načasování výhodné mimo jiné proto, že druhy, které kvetou během období dešťů, budou mít semena během období sucha, což bude zvýhodňovat jejich disperzi (Bendix *et al.* 2006).

V závislosti na sezonalitě srážek, respektive na rozvoji vegetace, jsou také závislé změny v početnosti hmyzu. Například začátek období dešťů indukuje kvetení a tvorbu plodů mnoha rostlin, které představují potravní zdroje pro hmyz (Hilt *et al.* 2007). Boinski a Fowler (1989) také pozorovali pozitivní korelaci mezi nárůstem počtu nových listů, tvořících se v největší míře právě na počátku tohoto období, a abundancí fytofágního hmyzu. V průběhu období dešťů se abundance hmyzu opět snižuje. Množství srážek má na početnost hmyzu totiž jak nepřímý efekt, tedy přes vliv na růst rostlin, tak přímý. Velmi silné deště negativně ovlivňují například letové schopnosti hmyzu (Hilt *et al.* 2007). U různých taxonů ale můžeme najít jiné patrnosti. Například druhy bezobratlých žijících v opadu jsou samozřejmě dešti ovlivněny mnohem méně než druhy pohybující se na listech vegetace (Boinski a Fowler 1989). Samotné změny v početnosti hmyzu a jiných bezobratlých ovlivňují jejich dostupnost pro ptáky, kteří loví bezobratlé v různých etážích vegetace a různými loveckými technikami (Borghesio a Laiolo 2004).

1.2. Sezonalita hnízdění ptáků v tropech

Přestože druhy tropických oblastí tvoří naprostou většinu diverzity světové avifauny, většina dosavadních studií týkajících životních strategií ptáků se zabývá druhy mírného pásma (Hau 2001).

Rozmnožování je obecně pro živočichy energeticky nejnáročnějším obdobím (Bryant 1988), proto ho musí načasovat do období, které je příznivé teplotně i nabídkou potravy. Ptáci tak hnízdí v tom období roku, které jim umožňuje maximální úspěšnost reprodukce. Pro většinu ptáků mírného pásma je tímto obdobím samozřejmě jaro nebo časně léto, ovšem lze nalézt i výjimky. Například křivky obecné (*Loxia curvirostra*) hnízdí v závislosti na dostupnosti semen jehličnanů, nejvíce tedy během zimních měsíců (Clouet 2000, Stouffer *et al.* 2013).

Z toho lze usuzovat, že ne klimatické podmínky, ale nabídka a dostupnost potravy by mohly být hlavním limitujícím faktorem ovlivňujícím načasování hnízdění (Martin 1987, Poulin *et al.* 1992, Wikelski *et al.* 2003). Období hnízdění by tedy mělo být načasováno především tak, aby zajišťovalo dostatek potravy pro právě vylíhlá mláďata (Young 1994, Nilsson a Raberg 2001).

Obecně se předpokládá, že zatímco temperátní druhy mají jasně vymezené hnízdní období, u tropických ptáků toto neplatí (Bates 1908 v Serle 1981). Tropické druhy by totiž potenciálně mohly hnízdit po celý rok, protože nejsou omezeni zásadním nedostatkem potravy nebo nízkými teplotami. Tento názor ovšem přetrvává spíše jako relativní srovnání k temperátní zóně. Rozložení reprodukčního úsilí u tropických druhů ptáků však až na úplné výjimky v podstatě vůbec neznáme (Wingfield *et al.* 1992). Až v poslední době se objevují práce blíže dokládající sezonalitu hnízdění tropických ptáků, především tropických savan (Cox *et al.* 2013) či deštných lesů (Chapman 1995, Wikelski *et al.* 2000, Hau 2001, Johnson *et al.* 2012, Stouffer *et al.* 2013).

Pokud posuzujeme celá ptačí společenstva v tropických oblastech, opravdu se zdá, že ptáci hnízdí v průběhu celého roku, pouze s mírným nárůstem počtu hnízdících jedinců na přelomu období sucha a dešťů (Marini a Duraes 2001, Johnson *et al.* 2012, Stouffer *et al.* 2013). Pokud se zaměříme na jednotlivé druhy, tak tato patrnost již nemusí platit. Johnson *et al.* (2012) studovali 87 druhů pěvců v nížinném tropickém lese v Brazílii. Ukázalo se, že určité skupiny druhů hnízdí v různých obdobích v průběhu roku. Zatímco jedni jsou pohlavně nejaktivnější především v období sucha, u jiných je naopak vrchol hnízdního období během období dešťů.

Jiné skupiny mají dva vrcholy během roku - jeden v období sucha, druhý v průběhu dešťů. Přitom na úrovni taxonů nelze identifikovat výraznější preferenci hnízdění v období sucha nebo dešťů (Stouffer *et al.* 2013).

Na druhou stranu je nutné mít na paměti, že i když máme evidenci pro hnízdění druhu v průběhu celého roku, neznamená to, že všichni jedinci daného druhu po celý rok opravdu hnízdí (Serle 1981). Není totiž jasné, jestli je pro ně celoroční hnízdění fyziologicky a energeticky možné (Wikelski *et al.* 2003).

Může existovat více příčin, proč i v tropech ptáci hnízdí sezónně. Stouffer *et al.* (2013) uvažují jako jeden z možných faktorů ovlivňujících načasování hnízdního období možnost vyhnutí se kompetici s příbuznými druhy nebo s dálkovými migranty. Zároveň ale uvádějí, že kompetice pravděpodobně nebude mít dominantní určující vliv na sezonalitu hnízdění. Young (1994) testoval i další faktory. Ve své práci studoval faktory ovlivňující načasování hnízdění střízlíka zahradního (*Troglodytes aedon*) na čtyřech místech v různých nadmořských výškách v Kostarice. Jako jeden z možných vlivů uvádí hnízdní predaci, kdy se ptáci snaží hnízdit v období, kdy je predace hnízd relativně nižší. Ovšem nenašel žádný rozdíl v míře predace hnízd v průběhu roku. Jako další z vlivů testoval změny klimatických podmínek prostředí, zejména teploty a srážek. Ovšem ani klimatické podmínky nijak výrazně neovlivňovaly načasování hnízdění. Vliv se ukázal pouze v nejvyšší nadmořské výšce, kde ptáci nezačínali hnízdit dříve, než odezněly mlhy, zde spojené se začátkem období sucha. Ptáci by se tedy v hnízdění vyhýbali nepříznivému období, které mohlo výrazně zvyšovat náklady na reprodukci.

Správné načasování hnízdění také snižuje pravděpodobnost neúspěšného vyhnízdění (Stouffer *et al.* 2013). Ale vzhledem k tomu, že teplota v tropických oblastech kolísá v průběhu roku velmi málo a některé druhy hnízdí i za silných dešťů, ani tento faktor nebude mít zřejmě na sezonalitu hnízdění výrazný vliv. S ostatními autory se však Young (1994) shoduje na kolísání potravní nabídky jakožto hlavním ultimátním faktorem ovlivňujícím načasování hnízdění.

Takové načasování hnízdní aktivity může záviset na typu potravy (Poulin *et al.* 1992). Tato souvislost byla dokumentována v různých typech tropického prostředí. Pravděpodobně nejmenší sezonalitu hnízdění vykazují všežravé a masožravé druhy. U těchto skupin byly v tropickém lese pozorovány pouze malé nárůsty v počtu hnízdících druhů během období

sucha a dešťů (Barré *et al.* 2013). Potravní nabídka těchto druhů se v průběhu roku pravděpodobně příliš nemění (Chapman 1995, Barré *et al.* 2013). Naopak u druhů nektarivorních, semenožravých, plodožravých a hmyzožravých lze většinou pozorovat výrazněji definované hnízdní sezóny. Početnost hmyzu se v různých typech tropického prostředí výrazně zvyšuje na počátku období dešťů (Robinson *et al.* 2000, Wikelski *et al.* 2000), a proto je pro hmyzožravé druhy pravděpodobně výhodnější hnízdit právě v tomto období (Chapman 1995, Hau *et al.* 2008). U savanových druhů živících se semeny byla zase největší míra hnízdní aktivity zaznamenána během období sucha, kdy je největší dostupnost semen (Hau *et al.* 2008). U frugivorních druhů ovšem není důležitá pouze samotná hojnost plodů. Ptáci živící se plody, relativně chudými na proteiny a minerály (Robbins 1993), musí změnit složení jejich potravy v průběhu hnízdního období. V době kladení vajec potřebují potravu bohatou na vápník, později v průběhu inkubace a během růstu mláďat naopak vyžadují potravu bohatou na železo a proteiny (Lamperti *et al.* 2014). Proto v této době vyhledávají jako doplněk potravy plody bohaté na proteiny a v mnohem větší míře i hmyz (Foeken *et al.* 2008). Lze tedy předpokládat, že frugivorní ptáci se pravděpodobně budou s načasováním hnízdění vyhýbat vrcholu období dešťů, kdy především velmi silné deště negativně ovlivňují dostupnost hmyzu (Boyle *et al.* 2011).

Ptáci v tropických oblastech mohou využívat v zásadě dvě strategie. Pokud jsou změny podmínek prostředí málo předvídatelné, je výhodné spíše oportunistické hnízdění (Wikelski *et al.* 2000, Hau *et al.* 2008), kdy jsou jedinci schopni reagovat na aktuální příznivé podmínky (Stouffer *et al.* 2013). Takové oportunistické hnízdění je ovšem náročnější na energii, protože gonády musí být stále „v pohotovosti“, připravené k rychlému nástupu reprodukce. V prostředí s pravidelným střídáním okolních podmínek je tedy výhodnější sezónní hnízdění. To jim umožňuje úplné potlačení gonád během méně příznivého období a energie může být alokována do jiných životních funkcí (Wikelski *et al.* 2000). Dlouho nebylo jasné, která z těchto dvou strategií je v tropech častější. Dle Wikelski *et al.* (2000) jsou změny podmínek v tropickém lese pro mnohé druhy téměř tak předvídatelné, jako pro ptáky temperátních oblastí, a tak i zde mohou hnízdit sezónně.

Doklady sezónního hnízdění máme i z oblastí afrotropického deštného lesa. I když z pohledu celého společenstva hnízdí ptáci po celý rok, je jasné, že určité skupiny ptáků preferují hnízdění v různých obdobích v průběhu roku (Serle 1981). Serle (1981) studoval hnízdní aktivitu ptáků přímo na Kamerunské hoře a ve své studii také uvažuje spojitost mezi načasováním hnízdění a typem potravy. Typ potravy má v tomto ohledu například větší

význam, než příslušnost k čeledi. Jak ukázal, hnízdní sezóny určitých druhů v rámci čeledi jsou mnohem lépe definované. Například zástupci rodu astrildů (*Estrilda*) a panenek (*Lonchura*) z čeledi astrildovitých (Estrildidae), žijících se primárně semeny, hnízdili nejvíce koncem období dešťů a počátkem období sucha, kdy lze předpokládat dostatek semen. Naproti tomu hmyzožravý rod černoušků (*Nigrita*) z téže čeledi hnízdil především začátkem období dešťů, kdy lze předpokládat dostatek hmyzu. Spojitost mezi typem potravy a načasováním hnízdění dokládá i Fotso (1996) z Mount Oku v západním Kamerunu. Ten se ve své studii dále zabývá především rozdíly v patrnosti hnízdění mezi různými nadmořskými výškami, proto ho uvádím v následující kapitole.

1.3. Vliv nadmořské výšky na načasování hnízdění

S rostoucí nadmořskou výškou se mění podmínky prostředí. Mění se jak teplota, tak množství a intenzita srážek. Ve vyšších nadmořských výškách teplota klesá, velký vliv na život organismů, rostlin i živočichů, mají také mlhy, které pokrývají horský les především během období dešťů (Serle 1981).

I sezonalita prostředí roste s nadmořskou výškou. To bude pravděpodobně důvod, proč nacházíme rozdíly v patrnosti hnízdění tropických ptáků mezi nížinným lesem a vyššími nadmořskými výškami (Fotso 1996). V nížinném lese je rozložení hnízdění spíše rovnoměrné (Serle 1981), i když zde ptáci mírně preferují období dešťů (Serle 1981, Brosset 1990 ve Fotso 1996). Naproti tomu v horském lese hnízdí naprostá většina druhů sezónně, a to v průběhu období sucha trvajícím zhruba od října do června (Tye 1992, Fotso 1996). Ptáci se tak možná vyhýbají období silných dešťů a především období, kdy je horský les pokryt hustou mlhou. Ta totiž může mít negativní efekt na primární produkci rostlin, snižená je i abundance a aktivita hmyzu, což následně způsobuje nedostatek potravy pro ptáky (Serle 1981, Tye 1992). Nižší teploty během období dešťů ve vyšších nadmořských výškách by také mohly mít za následek prodloužené inkubační doby a delší vývoj mláďat (Tye 1992).

Tye (1992) také pozorovala změny v načasování hnízdní aktivity některých nížinných druhů v horských oblastech. Sedmnáct druhů, které hnízdí v nížinném lese spíše v průběhu období dešťů, hnízdilo ve vyšších nadmořských výškách během období sucha. Jednou z možností je, že nížinné druhy s širokým altitudinálním rozšířením mají přechodné období hnízdění, hnízdí tedy mezi období dešťů, typickým pro nížinné druhy, a období sucha, kdy hnízdí spíš

horské druhy (Eisentraut 1963). Ovšem nepříznivé klimatické podmínky v horském lese ovlivňují stejně tak horské druhy, jako nížinné druhy s širokým pásem rozšíření. Tye (1992) zjistila, že nížinné druhy, včetně těch, které hnízdí v nížinném lese během období dešťů, hnízdí ve vyšších nadmořských výškách společně s horskými druhy.

Toto „převrácení“ doby hnízdění může dokonce u některých druhů dát vzniku poddruhů. Takto tomu nejspíš bylo například u drozda afrického (*Turdus pelios*). U něj na Kamerunské hoře známe dva poddruhy, *T. pelios saturatus* obývajících tropický les do nadmořské výšky 700 m a *T. pelios nigrilorum* vyskytující se nad 1000 m n. m. Dalším příkladem může být datel Elliotův (*Mesopicos elliotii*). Poddruh *M. ellioti ellioti* obývá nížinný les, kdežto *M. e. johnstoni* se vyskytuje v horském lese. Ekologická i genetická separace takovýchto poddruhů však vyžaduje další pozornost.

U některých druhů obývajících tropické lesy ve Střední a Jižní Americe byly také dokumentovány altitudinální migrace. Jedná se především o frugivorní a nektarivorní druhy (Levey a Stiles 1992, Boyle *et al.* 2011) hnízdící ve vysokých nadmořských výškách během období sucha. V těchto oblastech se množství srážek výrazně zvyšuje s rostoucí nadmořskou výškou. V průběhu roku se zde sice zásadně nemění potravní nabídka, ovšem pro frugivory a nektarivory silné deště snižují dostupnost plodů a nektaru (Boyle *et al.* 2011). Silné deště také mohou zvyšovat riziko mortality (Boyle *et al.* 2010). Proto tyto ptáci po vyhnízdění migrují do nižších poloh, kde přecházejí období dešťů (Chaves-Campos 2004, Boyle *et al.* 2011). Podobné altitudinální migrace se zřejmě vyskytují i v jiných oblastech (viz například Burgess a Mlingwa 2000, Werema 2015), ovšem podrobnější informace stále chybí.

1.4. Mechanismy načasování hnízdění ptáků v tropech

V oblastech mírného pásma je změna podmínek prostředí, tedy střídání ročních období, silně korelována se změnou fotoperiody a živočichové mírného pásma se jí tedy mohou spolehlivě řídit (Dawson *et al.* 2001, Hau 2001, Hau *et al.* 2008). Změna fotoperiody má vliv na endogenní mechanismy načasování reprodukce, se zeměpisnou šířkou se však mění míra odpovědi na fotoperiodu. Protože v tropických oblastech je změna fotoperiody v průběhu roku minimální, dlouho se nevědělo, jaké klíčové podněty v těchto oblastech ovlivňují nástup reprodukce.

Jak nové studie ukazují, i tropičtí ptáci využívají informaci o fotoperiodě a jsou schopni zaznamenávat i velmi nepatrné rozdíly v délce dne (Hau *et al.* 1998, Hau 2001) a posuny v načasování východu a západu slunce (Goymann *et al.* 2012). Zpracování signálu z prostředí se přitom zdá být založeno na stejném principu, jako je tomu u ptáků mírného pásma, kde se s prodlužováním délky dne zvyšuje hladina luteinizačního hormonu spouštějícího vývoj gonád (Wikelski *et al.* 2000, Hau *et al.* 2008). Dlouho se také uvažovalo o vlivu zvýšené hladiny testosteronu na začátek hnízdění. U samců v temperátních oblastech tato zvýšená hladina testosteronu v období rozmnožování aktivuje sexuální chování, obranu teritorií nebo hlídání partnera („*mate guarding*“, Wingfield *et al.* 1990). Ovšem hladiny testosteronu u tropických ptáků jsou velmi nízké po celý rok (Levin a Wingfield 1992). Je možné, že tropičtí ptáci, kteří mohou udržovat svá teritoria po celý rok, jsou citlivější na mnohem nižší koncentrace testosteronu v krevní plazmě (Levin a Wingfield 1992, Hau *et al.* 2000) a pokud je potřeba, mohou eventuelně využít i krátkodobě zvýšenou hladinu testosteronu na podporu agresivního a sexuálního chování (Wikelski *et al.* 1999). Tyto nárůsty hladiny testosteronu jsou dokonce srovnatelné mezi tropickými druhy a druhy mírného pásma, které si brání svá teritoria celoročně (Goymann *et al.* 2011).

Doposud máme jediné vysvětlení. Hnízdní sezóny tropických ptáků jsou obecně delší než u ptáků hnízdících v mírném pásmu (Wyndham 1986). Proto lze předpokládat, že ptáci se tak brání negativním účinkům vysoké hladiny testosteronu, kterým by byli vystaveni delší dobu (Wingfield *et al.* 2001). Význam délky období rozmnožování potvrdil Goymann *et al.* (2004) ve své studii o hladinách testosteronu u ptáků ve vyšších nadmořských výškách v tropických oblastech. Zjistili, že toto prostředí nabízí ptákům podobné podmínky jako mírné pásmo, ptáci zde hnízdili během kratší doby a v průběhu tohoto období měli samci rovněž zvýšenou hladinu testosteronu.

V tropických oblastech se ovšem přírodní podmínky v jednotlivých letech můžou lišit. Je proto otázkou, do jaké míry je výhodné se řídit změnou fotoperiody, pokud není výrazně korelována s příchodem dešťů, a tedy i dostupností potravy (Hau 2001). Z tohoto důvodu musí mít jak tropické druhy, tak druhy z temperátních oblastí k dispozici ještě doplňkovou informaci z prostředí (Wikelski *et al.* 2000, Hau 2001).

Jedním z možných mechanismů je dostupnost potravy (Daan *et al.* 1989). Samotná dostupnost potravy ovšem nezaručuje dostatečně včasnou stimulaci k růstu gonád a tedy ke hnízdění.

Proto je reprodukční aktivita pravděpodobně řízena fotoperiodou, ale není zahájena, pokud není aktuálně dostatek potravy (Hau *et al.* 1999, Wikelski *et al.* 2000, Hau *et al.* 2008).

U ptáků obývajících tropické prostředí mají tyto doplňkové informace o dostupnosti potravy větší význam (Hau 2001), a tito ptáci jsou také flexibilnější v načasování hnízdění než ptáci mírného pásma (Hau *et al.* 2008).

1.5. Indikátory hnízdění v tropech

Přestože několik dřívějších prací zabývajících se hnízděním tropických ptáků je založeno na pozorování hnízd s vajíčky nebo mláďaty (Moreau 1950, Serle 1981, Fotso 1996), toto přímé pozorování hnízdění je v tropickém lese velmi vzácné a obtížné (Moreau 1950). Z tohoto důvodu je vhodné zaměřit se spíše na nepřímé indikátory hnízdění.

Dříve se pohlavní aktivita často posuzovala podle velikosti gonád u zastřelených jedinců, kdy zvětšené gonády indikovaly připravenost k reprodukci (Hau *et al.* 2008). Takto byla například studována i hnízdni aktivita kamerunských ptáků (Boulton a Rand 1952, Eisentraut 1963). Dnes je ovšem možné zabývat se tímto parametrem pouze u muzejních exemplářů, u kterých může být velikost gonád zaznamenána na identifikačním štítku.

Současné práce o hnízdni aktivitě ptáků se zabývají především přítomností hnízdních nažin u odchycených ptáků. Hnízdni nažina je charakterizována jako oblast na břiše, kde před inkubací vajec ptáci ztrácejí opeření a postupně se zvyšuje vaskularizace této oblasti, což usnadňuje přenos tepla z inkubujícího jedince na vejce (Bailey 1952).

Hnízdni nažiny jsou celkem tradiční metodou pro odhad hnízdni aktivity, jelikož jsou viditelné pouze během období aktivní inkubace vajec, přestože tvorba a délka trvání výskytu nažiny se u jednotlivých druhů může lišit (Stouffer *et al.* 2013).

Období hnízdění a pelichání je pro ptáky energeticky velmi náročné, proto u druhů mírného pásma je tlak na to, aby se tyto dvě události nepřekrývaly. U tropických ptáků toto ovšem nemusí platit a doba hnízdění a pelichání se může překrývat (tzv. „*molt-breeding overlap*“, Marini a Duraes 2001, Johnson *et al.* 2012). Johnson *et al.* (2012) ve své studii uvádějí, že překryv pelichání s výskytem hnízdních nažin se vyskytoval přibližně u 12 % všech

odchycených jedinců a míra překryvu se velmi lišila mezi druhy. U mnoha druhů nebyl překryv pozorován vůbec.

Další možností při odhadu hnízdního období je přítomnost spermií u odchycených samců. Samcům se pomocí kloakální masáže odebírá tekutina z kloaky a pod mikroskopem se následně zjistí přítomnost nebo nepřítomnost spermií. Spermie se u samců tvoří pouze v období rozmnožování (Wolfson 1952) a jejich přítomnost může tedy sloužit také jako indikátor hnízdění. Otázkou ovšem je, jak dlouho může daný jedinec spermie produkovat a jak se toto období shoduje se skutečným obdobím hnízdění, tedy přesněji zda období produkce spermií není mnohem širší.

1.6. Zpěvní aktivita ptáků v tropech

Zpěvy jsou komplexní akustické signály produkované především během párování (Searcy a Andersson 1986). U temperátních druhů zpívají téměř výhradně samci (Langmore 1998) a zpěvy tak hrají velkou roli při samičím výběru partnera, kdy záleží i na kvalitě zpěvu samce (Slabberkoorn a Smith 2002). Jsou druhově specifické a mohou sloužit i jako významný mechanismus proti mezidruhovému křížení. Velmi důležitou roli mají zpěvy i při ustanovování teritorií (Fedy a Stutchbury 2005).

U mnoha tropických druhů teritoria nebrání pouze samci, ale i samice. Zpravidla jedinci brání teritorium proti nezvaným hostům toho samého pohlaví (Appleby *et al.* 1999). V playbackovém experimentu Mortona a Derricksona (1996) dokonce samice reagovaly na vetřelce, tedy jiné samice, mnohem agresivněji než reagovali samci na cizí samce. Taková celoroční obrana teritoria samcem i samicí může vést ke kooperativní obraně v rámci páru a ke vzniku duetového zpěvu (Grafe a Bitz 2004). U většiny druhů vzniká duetový zpěv tak, že se jeden jedinec z páru přidá k druhému, který už zpívá (Farabaugh 1982). Fedy a Stutchbury (2005) zkoumali zpěvní aktivitu mravenčíka šedolemého (*Myrmeciza longipes*), živícího se členovci v opadu. Tito ptáci reagovali na playbackové nahrávky duetů mnohem silněji během období sucha, kdy je hodnota jejich teritoria vzhledem k nedostatku potravy způsobeném suchy vyšší. Uchování teritoria během tohoto období může představovat výhodu v následujícím období dešťů, kdy se pravděpodobně líhnou mláďata. U některých druhů mohou být duetové zpěvy dokonce agresivnější při obraně teritoria než sólové zpěvy (Hall 2000). Zatímco v průběhu roku se ozývají více duetové zpěvy, začátkem hnízdní sezóny, před

zahájením stavby hnízda, zpívají spíše samotní samci (Hall 2004). Samotné samice zase mohou zpívat před začátkem hníždění (Topp a Mennill 2008).

Zatímco zpěvní aktivita ptáků v mírném pásu je spojena téměř výhradně s hnížděním, kdy samci začínají zpívat během ustavování teritorií a párování (Byers a Kroodsma 2009), řada tropických druhů zpívá po celý rok, což je spojeno s celoroční obranou teritorií (Fedy a Stutchbury 2005, Topp a Mennill 2008).

Nedávné studie ukazují, že i v tropickém lese některé druhy zpívají zejména během období hníždění a mimo tuto dobu je zpěvní aktivita minimální (Stutchbury *et al.* 1998, Chiver *et al.* 2015). Je dokonce možné, že samčí zpěv slouží samicím jako signál, že nastaly vhodné podmínky ke hníždění (Chiver *et al.* 2015). Údaje o celoroční zpěvní aktivitě v tropech byly zatím popsány pouze u několika ojedinělých druhů. Na úrovni celého ptačího společenstva dosud žádná práce publikována nebyla.

1.7. Cíle práce

Ve své diplomové práci hodnotím hnízdni aktivitu různých potravních guild ptáků v různých obdobích roku a různých nadmořských výškách a dále zpěvní aktivitu ptačích společenstev a vybraných druhů podél výškového gradientu.

Cílem mé práce je:

- porovnat rozdíly v míře hnízdni aktivity různých potravních guild ve třech obdobích v průběhu roku
- porovnat rozdíly v míře hnízdni aktivity jednotlivých potravních guild ve třech hlavních typech pralesů podél nadmořské výšky (nížinný, submontánní a horský prales)
- zhodnotit souvislost potravní ekologie (typ potravy a způsob jejího získávání) s hnízdni aktivitou během roku
- zjistit, zda se v průběhu roku liší počet zpívajících druhů a popsat odlišnosti mezi nadmořskými výškami
- vyzkoumat závislost počtu zpívajících druhů na měnících se podmínkách prostředí – srážkách a teplotě

- zjistit, jakým způsobem se mění druhový obrat v průběhu roku v různých nadmořských výškách
- porovnat míru zpěvní aktivity vybraných druhů v průběhu roku s hnízdní aktivitou příslušné potravní guildy

Předpokládám, že hnízdní aktivita jednotlivých potravních guild bude odrážet podmínky prostředí. Na začátku období sucha by měly hnízdit především druhy hmyzožravé lovcí hmyz ve vzduchu a na vegetaci a nektarivorní druhy. Na přelomu období sucha a dešťů druhy frugivorní a granivorní a v průběhu období dešťů zejména hmyzožravé druhy hledající potravu na zemi. Dále předpokládám, že sezonalita hnízdění bude méně výrazná v nížině a poroste se zvyšující se nadmořskou výškou. Míru hnízdní aktivity budu porovnávat na základě nepřímých indikátorů hnízdní aktivity. Těmi je výskyt hnízdních nažin a přítomnost spermií u odchycených jedinců a poměr juvenilních a dospělých jedinců.

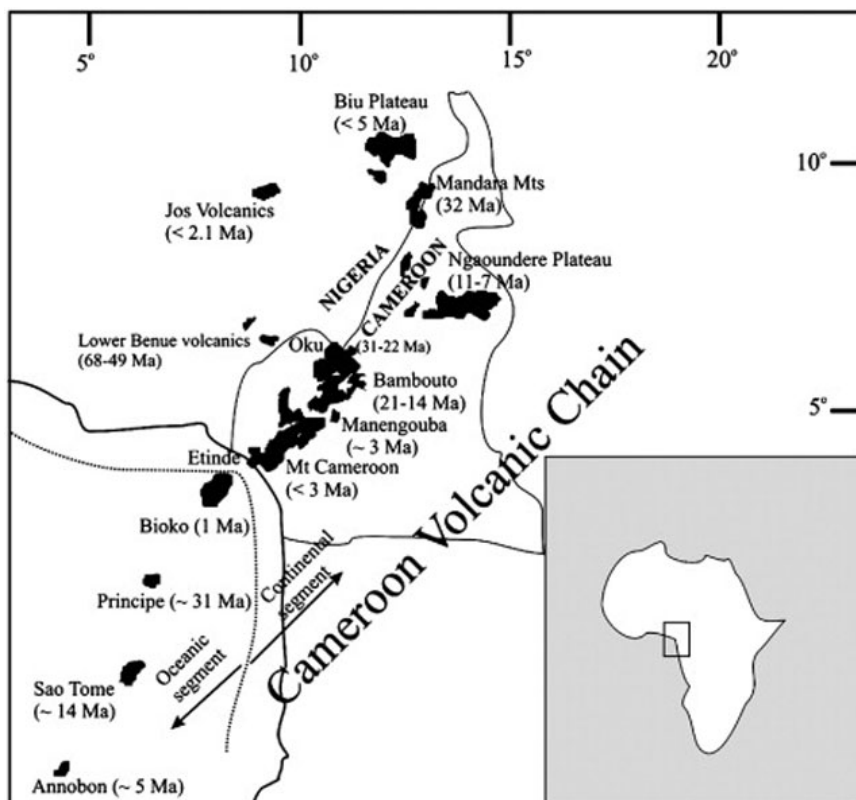
Zpěvní aktivita by měla být negativně ovlivněna množstvím srážek, zpěvní aktivita společenstva by tedy měla klesat s rostoucím množstvím srážek. Předpokládám, že pokles počtu zpívajících druhů během období dešťů bude nejvýraznější v nížinném lese, kde jsou srážkové úhrny v porovnání s vyššími nadmořskými výškami vyšší. U zpěvní aktivity jednotlivých druhů předpokládám, že bude vyšší během období, kdy je vyšší hnízdní aktivita příslušné potravní guildy daného druhu.

2. Materiál a metody

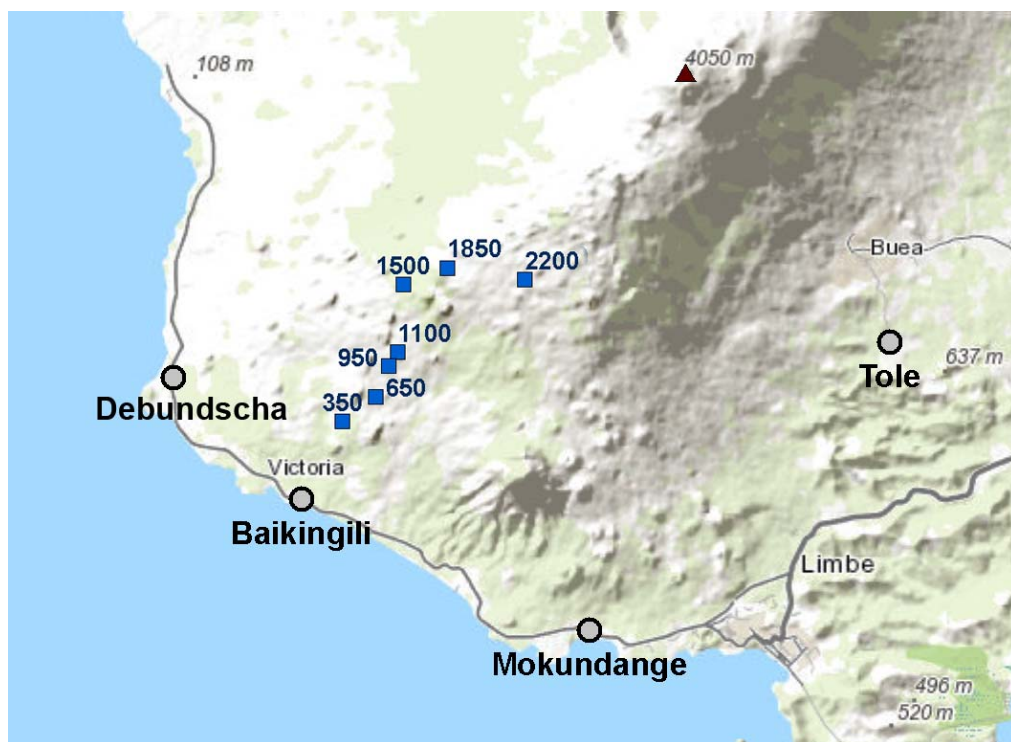
2.1. Studované území

Ve své práci se zaměřuji na studium hnízdní a zpěvní aktivity ptáků podél výškového gradientu na jihozápadním svahu Kamerunské hory (4°10'2" N, 9°05'3" E, Obr. 1 a Obr. 2). Je to aktivní sopka nacházející se na Atlantském pobřeží jihozápadní části Kamerunu a jedná se o nejvyšší horu (4095 m n. m) pásu Kamerunských hor i celé středozápadní Afriky (DeLancey a DeLancey 2000). Tento pás začíná ostrovy Guinejského zálivu, z nichž největší a nejbližší pevnině je ostrov Bioko, vzniklými rovněž sopečnou činností a dále pokračuje víceméně liniovým pohořím na africkém kontinentu, táhnoucím se přes Kamerun a části Nigérie severovýchodním směrem (Graham *et al.* 2005). Tento pás Kamerunských hor spolu s přilehlými ostrovy tvoří významný hotspot biodiverzity (Graham *et al.* 2005). V oblasti Kamerunské hory dokonce najdeme relativně nejvyšší počet druhů ptáků na jednotku plochy v porovnání s ostatními oblastmi kontinentální Afriky (De Klerk *et al.* 2002). Zejména vyšší polohy Kamerunské hory a ostrova Bioko jsou z dlouhodobého hlediska relativně klimaticky stálé, což spolu s topografickou izolovaností od okolních hor (Smith *et al.* 2000) vedlo k vytvoření mnoha endemických forem organismů, včetně 28 druhů ptáků (Hall a Moreau 1970, Pérez del Val *et al.* 1994 v Graham *et al.* 2005, Bergl *et al.* 2007). Mnohé z nich ovšem díky výraznému zmenšení plochy a fragmentaci horského lesa vlivem lidské činnosti dnes patří k ohroženým druhům (Graham *et al.* 2005).

Oblast Kamerunské hory je srážkově velmi bohatá. Průměrné roční srážky na západním svahu Kamerunské hory dosahují při úpatí až 12000 mm (mys Debundscha), přičemž množství srážek se snižuje s rostoucí nadmořskou výškou (Cable a Cheek 1998). Průměrná měsíční srážková data použitá v mé práci pocházejí z let 1970 – 1993, byla naměřena v meteorologické stanici Mokundange (Fraser 1998) ležící ve 40 m n. m. 13 km jihovýchodně od našeho studovaného území (N 4°1'3,64", E 9°8'24,71", Obr. 2). Roční úhrn srážek je v tomto místě sice nižší (cca 5000 mm) než ve mnou studovaném území (cca 7000 mm), ovšem relativní změny množství srážek v průběhu roku by měly být velmi podobné (Cable a Cheek 1998, Fraser 1998), jak ukazují i data o srážkách ze stejného období ze stanice Tole ležící v 700 m n. m. na jižním svahu hory (Fraser 1998, Obr. 2).

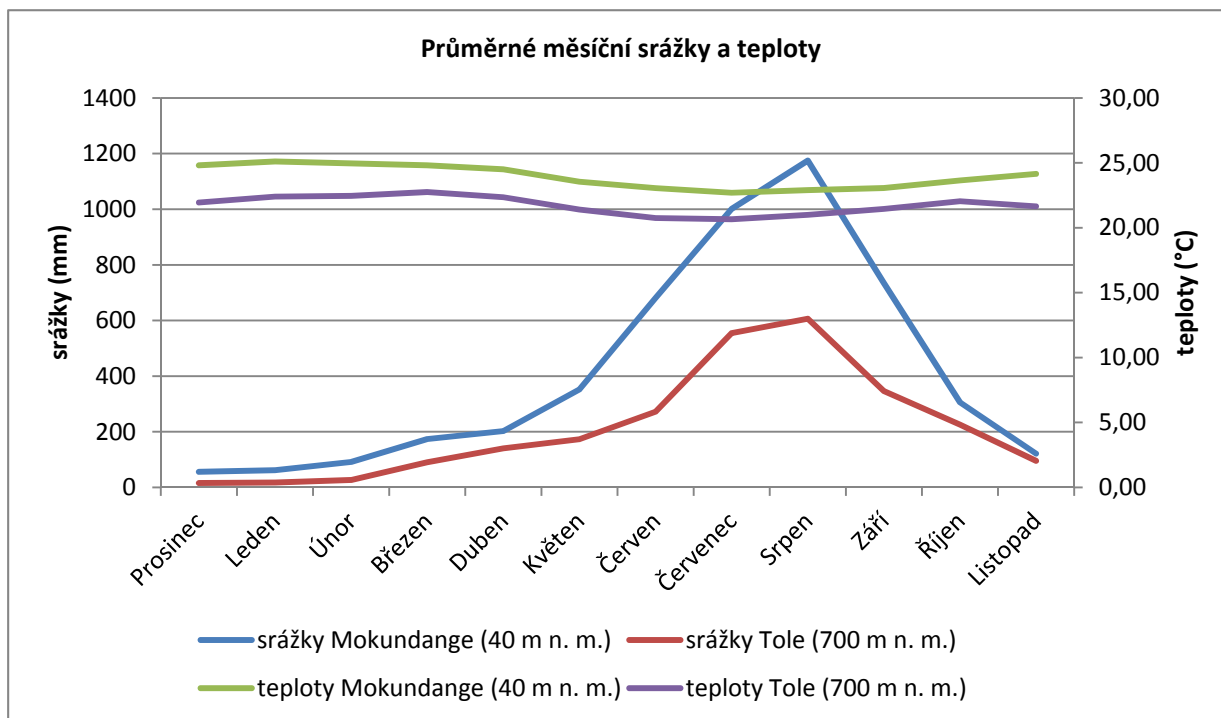


Obr. 1 – Vulkanická linie sopečných ostrovů v Guinejském zálivu a Kamerunských hor (převzato z Global Volcanism Program, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution)



Obr. 2 – Rozmístění odchyťových míst na Kamerunské hoře (modré čtverečky) v jednotlivých nadmořských výškách, songmetry byly umístěny v nadmořských výškách 350, 1100 a 2200 m n. m.; meteorologické stanice Mokundange (40 m n. m.) a Tole (700 m n. m.)

Deště se zde vyskytují průběžně po celý rok, ovšem výrazné období dešťů začíná v průběhu března až dubna, vrcholí v červenci a srpnu a ustává zhruba do poloviny listopadu (Obr. 3). Dlouhodobé průměry ukazují, že teploty se v průběhu roku výrazně nemění, patrný je jen určitý pokles během období dešťů (Obr. 3). Teploty ovšem výrazně klesají s rostoucí nadmořskou výškou (Fraser 1998).



Obr. 3 – Průměrné měsíční srážkové úhrny a průměrné měsíční teploty z meteorologických stanic Mokundange (40 m n. m.) a Tole (700 m n. m.) z let 1973 až 1990 (podle Fraser 1998).

Západní svah Kamerunské hory směrem od pobřeží pokrývá primární tropický deštný les, který můžeme podél elevačního gradientu rozlišit na tři základní typy: nížinný deštný les, les středních poloh a horský les. Díky stálé sopečné aktivitě Kamerunské hory zde hranice lesa leží už v nadmořské výšce okolo 2200 m, kdežto na ostatních horách tohoto pohoří je to až ve výšce 3000 m a jinde v Africe ještě výše (Bussman 2006).

Tyto tři typy lesů se liší jak druhovou skladbou, tak mikroklimatickými podmínkami (Proctor *et al.* 2007), přechody mezi jednotlivými formacemi jsou ovšem pozvolné a liší se i s ohledem na orientaci jednotlivých svahů Kamerunské hory (Serle 1981).

- nížinný deštný les

Nížinný les se na západním svahu Kamerunské hory nachází v nadmořské výšce zhruba mezi 300 a 900 m n. m. Tento typ lesa je charakteristický uzavřeným stromovým patrem

a relativně řídkým podrostem (Nana et al. 2015, Obr. 1 v Appendixu). Zde dosahují srážky zhruba 7000 mm ročně (Gonfiantini *et al.* 2001). Oblast pod úrovní nížinného lesa v nadmořských výškách 0 - 300 m n. m. je značně zasažena lidskou činností, pokryta převážně plantážemi palmy olejné, kasavy, banánovníků, papáji apod., které doplňují pouze drobné fragmenty sekundárních lesů a křovinaté vegetace.

- les středních poloh (submontánní les)

Tento typ lesa tvoří určitý přechod mezi nížinným a horským lesem. Najdeme ho v nadmořské výšce 900 až 1600 m. Je dotován ještě stále vysokými srážkami a po většinu roku je zahalen v mracích. Kvůli činnosti slonů pralesních (*Loxodonta cyclotis*) je les v těchto nadmořských výškách ostrůvkovitý s otevřenými plochami pokrytými vysokými bylinami (např. *Afromomum* spp.) (Obr. 2 v Appendixu).

- horský mlžný les

Horský les v nadmořské výšce nad 1600 m n. m. je z velké části kryt mraky. Průměrné roční srážky v této nadmořské výšce dosahují 3000 mm. Korunové patro je v porovnání s nížinným lesem relativně otevřené a najdeme zde hustší bylinný podrost (Nana et al. 2015, Obr. 3 v Appendixu). Kvůli periodickým proudům lávy se na straně přivrácené k oceánu primární prales střídá s vegetací v různém stadiu sukcese (Fonge et al. 2011).

2.2. Sběr dat

2.2.1. Odchyty ptáků

Data z odchytů byla pořizována v průběhu tří let (2011 - 2014) v několika různých nadmořských výškách (350, 650, 950, 1100, 1500, 1850 a 2200 m n. m., Obr. 2) ve třech obdobích – začátek období dešťů (únor – březen), období dešťů (srpen – září), začátek období sucha (listopad-prosinec). V nížinném lese v nadmořské výšce 350 m byli ptáci odchytáváni v březnu 2012, v září 2013 a v listopadu 2011 a 2013, ve výšce 650 m n. m. pak také v březnu 2012 a dále v listopadu 2013 a 2014. V submontánním lese ve výšce 950 m n. m. byly odchyty prováděny v září 2014, v 1100 m n. m. v listopadu 2012. Z nadmořské výšky 1500 m n. m. odchyty pocházejí z listopadu 2011. V horském lese, tedy v nadmořských výškách 1800 a 2200 m n. m. byli ptáci odchytáváni pouze v průběhu září a listopadu, přičemž v průběhu září byli ptáci odchytáváni pouze ve dvou dnech (Tabulka 1).

Tabulka 1 – Podrobná data odchytů v jednotlivých nadmořských výškách. Sloupec „Vzorky spermií“ uvádí, zda byly v daných dnech spermie odebírány. Hnízdní nažiny byly zaznamenávány ve všech případech.

	Nadm. v. (m n. m.)	Období	Odchytové dny	Vzorky spermií
nížinný les	350	březen 2012	29. 2. - 2. 3. 2012	ano
	350	září 2013	5.9. - 10. 9. 2013	ne
	350	listopad 2011	28. - 30. 11. 2011	ano
	350	listopad 2013	15. - 21. 11. 2013	ano
	650	březen 2012	7. 3. – 9. 3. 2012	ano
	650	listopad 2013	22. - 26. 11. 2013	ano
	650	listopad 2014	6.12. - 8. 12. 2014	ano
submontánní les	950	září 2014	30. 8., 1. 9., 3. - 7. 9. 2014	ano
	1100	listopad 2012	24. - 26. 11. 2012	ano
	1500	listopad 2011	21. - 23. 11. 2011	ano
horský les	1800	listopad 2012	16.11. - 18. 11. 2012	ano
	2200	září 2013	2. - 3. 9. 2013	ne
	2200	listopad 2011	7.11. - 9. 11., 12., 13., 16. 11. 2011	ano
	2200	listopad 2014	29.11. - 4. 12. 2014	ano

Odchytové sítě byly rozmístěny v každé nadmořské výšce v podrostu pralesa v pokud možno souvislé řadě dlouhé 200 m. Ptáci byli odchytáváni pomocí standardních nárazových odchytových sítí s velikostí ok 16x16 mm (Ecotone Poland) s pěti oddíly. Jednotlivé sítě byly 2,5 m vysoké a 12 m dlouhé, pouze doplňkově byly použity sítě desetimetrové. Během období sucha (listopad - prosinec, únor - březen) byly sítě roztažené souvisle po tři dny od 7 hodin ráno do 17 hodin večer. V září, během období dešťů, bylo toto nemožné vzhledem k častým silným dešťům. Aby byl zachován přibližně stejný počet odchytových hodin (6000 metrohodin), byly v září sítě deponovány po dobu až sedmi dnů s tím, že odchyty neprobíhaly kontinuálně, ale byly stahovány se začátkem každého deště.

Každý odchycený jedinec byl okroužkován hliníkovým kroužkem kroužkovací stanice SAFRING (South African Bird Ringing Unit). Jedinci odchyceni vícekrát během jednoho období byli zahrnuti do analýz pouze jednou.

Přítomnost hnízdních nažin

U každého jedince byl určen stupeň pelichání a byla zjištěna přítomnost hnízdní nažiny. U hnízdních nažin byl dále sledován stupeň vývoje. Stadium vývoje hnízdní nažiny bylo skórováno podle příručky British Trust for Ornithology (https://www.bto.org/sites/default/files/u17/downloads/about/resources/brood-patch-rb08_0.pdf). 1 – začínající, 2 – dobře definovaná, 3 – prokrvená a zarudlá, 4 – vrásčitá, 5 -

zarůstající. Ovšem skórování stupně vývoje hnízdních nažin u tropických ptáků je problematické a může být z velké míry subjektivní a lišit se mezi pozorovateli (T. Albrecht, D. Hořák, O. Sedláček pers. comm.). Proto jsem pro účely mé práce dále pracovala pouze s přítomností (P) či nepřítomností (0) nažiny. Z tohoto metodického omezení ovšem vyplývá, že pták klasifikovaný v mojí práci jako s přítomností nažiny může být jak v iniciální fázi jejího vzniku, ve fázi plného rozvoje nebo fáze retrakce a postupného zarůstání. Tyto fáze pak mohou u jednoho jedince zahrnovat poměrně dlouhé časové rozmezí, zahrnující až zhruba dva měsíce (Bailey 1952).

Přítomnost spermií

Ve většině období byly jedincům odebírány vzorky na zjištění přítomnosti spermií (viz Tabulka 1). Vzorky spermií (cca 0,5 – 3 μ l) byly odebírány masáží kloaky (Wolfson 1952, Albrecht et al. 2013). Pták je fixován v ruce a uchopen tak, aby mohlo dojít ke stlačení kloaky prsty obou rukou a vypuzení spermatu. V naprosté většině případů došlo nejprve k vypuzení trusu, který byl odstraněn savým papírem, mnohdy několikrát. Teprve poté došlo k vypuzení tekutiny, u které bylo předpokládáno, že může obsahovat spermie. Ta byla odebrána pomocí kapiláry a ihned rozpuštěna v malém množství fosfátového pufru (cca 20 μ l), aby nedošlo ke slepení spermií. Poté byla zafixována v 200 μ l 5% roztoku formaldehydu a vzorek tak připraven k pozdějšímu roztěru na krycí sklíčko. Při roztěrech byla nanášena kapka (cca 15 μ l) fixovaného vzorku na čisté krycí sklíčko a vzorek byl vysušen. Pod mikroskopem byla následně zjišťována přítomnost spermií ve vzorku. Analýzu přítomnosti spermií prováděli kolegové z University of Oslo (Omotoriogun T. C.) a Ústavu biologie obratlovců AV ČR (Albrecht T. a kol.).

Přítomnost juvenilních jedinců v odchytech

Juvenilní jedinci byli rozpoznáváni podle specifických znaků – podle jinak zbarveného opeření, nedorostlého opeření a podle měkkých koutků zobáku. Juvenilní jedince však nelze rozpoznat u všech druhů, zejména u těch, u kterých se opeření neliší od dospělých jedinců. Většinou také nelze určit stáří, tedy dobu vylíhnutí juvenilního jedince.

Kategorizace potravních strategií

Odchycené druhy byly pro účely dalších analýz rozděleny do skupin podle potravní strategie. Pro každý druh bylo zjištěno procentuální zastoupení určitého typu potravy a zastoupení jednotlivých technik lovu či sběru. Pro dělení druhů do jednotlivých potravních guild jsem

vycházela z databáze vytvořené již dříve K. Mudrovou. Data byla kompilována především z publikací Birds of Africa (Brown *et al.* 1982, Urban *et al.* 1986, 1997, Fry *et al.* 1988, Keith *et al.* 1992, Fry a Keith 2000, 2004). Druhy jsem dále rozdělila do následujících skupin dle dominantní či typické složky potravy a způsobu jejího získávání (potravních guild):

- insektivori lovící potravu ve vzduchu („flycatchers“)

Ptáci této skupiny loví hmyz za letu ze vzduchu krátkými výpady z posedu („flycatching“) v převážně středních a vyšších patrech lesa. Hmyz u nich tvoří minimálně 70 % potravy.

- insektivori sbírající hmyz na listech, větvičkách, případně kůře stromů („foliage gleaners“)

Hlavní složku potravy (více než 70 %) tvoří bezobratlí, které ptáci sbírají přímo z listů či jiných částí stromů nebo jiné vegetace (technika „foliage gleaning“). V rámci této skupiny byly druhy dále rozděleny podle toho, v kterém patře převážně (z 80 a více %) loví – v nižším, ve středním a ve vyšším patře.

- insektivori sbírající potravu na zemi

Bezobratlí živočichové u nich tvoří nejméně 70 % potravy. Ptáci hledají potravu především na zemi v opadu, a to buď aktivním vyhledáváním, nebo vyčkávací strategií („sit and wait“) a výpady na zem.

- frugivori specialisté

Potravu této potravní skupiny tvoří minimálně ze 70 % plody, které sbírají ve všech patrech lesa – převážně přímo z keřů a stromů, někdy ovšem i na zemi (např. holoubci r. *Turtur*).

- frugivori generalisté

Jsou ptáci se smíšenou potravou, kdy primárně se živí spíše bezobratlými, které loví převážně metodou „foliage gleaning“. Plody jsou stále významnou složkou potravy, mohou tvořit až 50 % potravy.

- nektarivoři specialisté

Primární složkou potravy je nektar, v potravě je zastoupen nejméně ze 70 % (zde se ovšem spíše jedná o procento času stráveného sáním nektaru). Zbytek potravy tvoří bezobratlí lovení převážně metodou „*foliage gleaning*“ nebo „*flycatching*“.

- nektarivoři generalisté

Nektar představuje u těchto druhů významnou, ale ne hlavní složkou potravy. Tvoří cca 30 % potravy (resp. času stráveného sáním nektaru), hlavní složkou potravy jsou bezobratlí, které sbírají z listů metodou „*foliage gleaning*“. I když řada druhů z této skupiny bývá tradičně řazena mezi typické nektarivory (např. zástupci čeledi Nectariniidae), podrobnější analýzy potravy a potravního chování ukázaly, že většinu času tráví sběrem hmyzu (viz Birds of Africa).

- granivoři

Nejméně 80 % potravy se skládá ze semen, která ptáci hledají a sbírají převážně ze země nebo z vegetace blízko země.

2.2.2 Záznamy zpěvní aktivity ptačích společenstev

Celoroční zpěvní aktivita ptačích společenstev byla nahrávána pomocí tzv. songmeterů (SongMeter, SM2, Wildlife Acoustics, Inc., Concord, MA, USA). Jedná se o nahrávací zařízení se dvěma vícesměrovými mikrofony určená pro automatický záznam zvuků v prostředí (*soundscape recording*) do určité vzdálenosti od přístroje (více v Sueur *et al.* 2012). V každé ze tří námi studovaných nadmořských výšek, tedy 350 m, 1100 m a 2200 m n. m. (Obr. 2), byly připevněny čtyři songmetry na kmeny stromů ve výšce cca 180 cm. Vzdálenost mezi jednotlivými songmetry byla přibližně 200 m vzdušnou čarou, tedy dostatečně daleko od sebe na to, aby nedocházelo k záznamům stejných zpívajících jedinců. Stereo nahrávky se záznamovou frekvencí 44,1 kHz byly ukládány ve formátu WAV na čtyři 32GB SDHC karty v každém přístroji. Baterie a karty v songmeterech byly vyměňovány zhruba po půl roce. Zařízení bylo naprogramováno na nahrávání každý šestý den nepřetržitě tři hodiny ráno se začátkem 20 minut před východem slunce (přístroj sám posouvá východ slunce dle polohy GPS a data).

Z analýz byly vyloučeny dny s intenzivními dešti nebo silným větrem. Celkem jsme tedy získali nahrávky z 53 dní v 350 m n. m. v období od 3. 12. 2011 do 12. 11. 2012, v 1100 m n. m. z 56 dní v období od 28. 11. 2012 do 1. 12. 2013. V nadmořské výšce 2200 se nahrávalo od 13. 11. 2012 do 28. 11. 2013 celkem 58 dní.

Záznamy byly za účelem analýz nejprve nastříhány v programu GoldWave 5.67 (<http://www.goldwave.com>, GoldWave Inc., St. John's, NL Canada). Z každého tříhodinového záznamu bylo vzato sedm pětiminutových úseků v časech 0:00, 0:30, 1:00, 1:30, 2:00, 2:30 a 2:55. Tyto záznamy následně poslouchal zkušený ornitolog (Francis Njie Motombi), který perfektně zná veškeré hlasové projevy všech druhů ptáků na Kamerunské hoře. Soubory byly přehrávány v originálním formátu WAV (v programu GoldWave) a poslech probíhal pomocí stereo sluchátek. Hlasitost přehrávání zhruba odpovídala přirozené intenzitě. Spolehlivost určení přítomnosti druhů na základě nahrávek byla ověřena při dřívějších analýzách, kdy byly porovnávány záznamy druhů z bodového sčítání a simultánního zvukového nahrávání v prostředí horského deštného lesa na Kamerunské hoře (Sedláček *et al.* 2015). Na základě těchto analýz se ukázalo, že naprostá většina jedinců je srovnatelně slyšitelná do vzdálenosti zhruba 50 m od songmeteru. Ve větší vzdálenosti (50 - 100m) se některé tiše zpívající druhy ztrácejí (Sedláček *et al.* 2015).

Z každé pětiminutové nahrávky byl během poslechu zaznamenán každý zpívající druh.

2.3. Analýza dat

2.3.1 Odchytová data

Pro určení míry hnízdní aktivity jednotlivých potravních guild byly zvlášť počítány poměry jedinců s vytvořenou hnízdní nažinou, se spermiemi a poměr juvenilních jedinců z celkového počtu odchycených jedinců. Z poměrů hnízdních nažin a spermií byli předem vyloučeni juvenilní jedinci. Do analýz byly guildy zahrnuty pouze pokud byly v daném období zastoupeny minimálně deseti jedinci. Z analýz tak musela být vyloučena potravní strategie „flycatchers“, tedy druhy lovcí potravy ve vzduchu a druhy semenožravé. Granivoři byli v dostatečných počtech odchyceni pouze v listopadu v nadmořské výšce 2200 m.

Celkové počty pro jednotlivé parametry, tedy počet jedinců s hnízdní nažinami, spermiemi a počet juvenilních jedinců, se v rámci jedné guildy mohou lišit podle toho, u kolika z celkového počtu odchycených jedinců byla zjišťována přítomnost hnízdních nažin, případně

u kolika jedinců byly odebírány vzorky na přítomnost spermií. Celkové počty odchycených jedinců pro jednotlivé parametry jsou uvedeny v tabulce 2. Naprostá většina odchycených druhů není pohlavně dimorfních a pohlaví u těchto nebylo možné v terénu rozlišit. Do poměrů jedinců s hnízdnicí nažinami i spermiemi jsou tak započítáni všichni jedinci.

Rozdíl v míře hnízdnicí aktivity mezi jednotlivými potravními guildami pro tři parametry (hnízdnicí nažiny, spermie, juvenilové) byl testován pomocí Fisherova exaktního testu. Rozdíly mezi guildami byly zjišťovány zvlášť pro každé období a pro každou nadmořskou výšku, pro nížinný, submontánní a horský les. Do analýz nebylo zahrnuto září 2013 z horského lesa, jelikož v dostatečných počtech byli odchyceni pouze insektivory sbírající bezobratlé na zemi.

Dále jsem zjišťovala, jestli existuje odlišnost v míře hnízdnicí aktivity každé potravní guildy mezi nadmořskými výškami. Opět jsem porovnávala rozdíly v poměru počtu jedinců s hnízdnicí nažinami, se spermiemi a poměr juvenilních jedinců vůči celkovému počtu odchycených jedinců. Rozdíly byly testovány pomocí Fisherova exaktního testu, přičemž byly uvažovány pouze měsíce a guildy, u kterých byla dostupná data z minimálně dvou nadmořských výšek. Nemá proto k dispozici porovnání pro všechny potravní strategie a všechna období. Ve většině případů se jedná o listopad 2011 a o potravní guildy specializovaných i generalistických frugivorů a nektarivorů, insektivory sbírající hmyz na listech („*foliage gleaners*“) ve vyšších i nižších patrech lesa a o insektivory sbírající potravu na zemi. Pro „*foliage gleaners*“ lovcích v nižších patrech lesa je k dispozici ještě listopad 2012 a pro insektivory sbírající potravu na zemi listopad 2012 a 2014.

2.3.2. Zpěvní aktivita

V prvním kroku jsem porovnávala celkový počet druhů zaznamenaných v nížinném, submontánním a horském lese za rok. Byl spočten počet druhů zaznamenaný jedním songmeterem za jeden den, respektive za měsíc a následně zprůměrován ze všech čtyř songmeterů. Rozdíly v celkovém počtu druhů byly testovány pomocí ANOVA.

Dále jsem zjišťovala, jestli se liší poměr dní, po které se jednotlivé druhy v různých nadmořských výškách ozývaly. Pro každý druh jsem spočetla počet dní, kdy byl daný druh zaznamenán každým songmeterem a počet byl zprůměrován pro všechny aktivní songmetry v dané nadmořské výšce. Tento průměrný počet dní, kdy se daný druh ozýval, byl vztažen k celkovému počtu nahrávaných dní v dané nadmořské výšce.

V dalším kroku jsem porovnávala roční průběhy zpěvní aktivity společenstva ve třech nadmořských výškách. Zpěvní aktivitu jsem stanovila jako počet druhů, který jsme zachytili v jednotlivých pětiminutových intervalech daného dne. Tyto počty druhů byly pro daný den a songmeter zprůměrovány a nadále tyto hodnoty zprůměrovány pro všechny aktivní songmetry v daný den a nadmořské výšce. Výsledná hodnota udává, jak moc bylo dané společenstvo zpěvně aktivní během daného dne.

V dalším kroku mě zajímalo, jak výrazně se v dané nadmořské výšce mění složení zpívajícího společenstva během roku a jak se tyto průběhy liší mezi jednotlivými nadmořskými výškami. Změnu v druhovém složení zpívajícího ptačího společenstva v čase jsem stanovovala pomocí Sørensenova indexu odlišnosti s rozkladem na faktory odpovědné za rozdílnost společenstev – počet druhů ve společenstvu (nestedness, beta-nes) a skutečnou druhovou obměnu (species turnover, beta-sim). Zatímco index beta-nes odráží složku změny společenstva danou změnou v počtu druhů, beta-sim určuje skutečný druhový obrat mezi společenstvy (Baselga 2010). Změnu v druhovém složení společenstva jsem porovnávala vždy mezi trojicemi po sobě jdoucích dní, a to tak, že se trojice porovnávaných dní mezi sebou lišila pouze v jednom dni. Třídenní okno jsem pak postupně posouvala (*moving window*) a srovnávala vždy dvě po sobě jdoucí okna. Indexy beta diverzity jsem na časové ose vynesla vždy k prostřednímu datu z porovnávaných trojic dní. Ke znázornění časového průběhu indexů beta-nes a beta-sim jsem použila funkci LOESS.

Klimatická data jsem měla k dispozici pouze jako měsíční úhrny srážek, počet dnů s výskytem deště v daný měsíc a průměrné minimální a maximální měsíční teploty. Testovala jsem závislost druhové bohatosti společenstva na měsíčním množství srážek, počtu deštivých dní za měsíc a maximální měsíční teplotě, a to pomocí lineární regrese. Druhovou bohatost společenstva jsem charakterizovala jako počet druhů zaznamenaný jedním songmeterem za měsíc a následně jsem tyto hodnoty zprůměrovala pro všechny aktivní songmetry v dané nadmořské výšce.

V posledním kroku jsem se zaměřila na sledování ročního průběhu zpěvní aktivity u vybraných druhů v každé námi sledované nadmořské výšce. Zpěvní aktivita druhu byla brána jako počet pětiminutových intervalů z jednoho songmeteru za den, ve kterých se daný druh ozýval. Počet pětiminutových intervalů, kdy se daný druh ozýval, byl následně zprůměrován ze všech aktivních songmeterů v dané nadmořské výšce.

Z každé nadmořské výšky bylo vybráno osm nejčastěji vokalizujících druhů, které zároveň reprezentují hlavní potravní guildy (fotky druhů v Appendixu):

insektivori lovící potravu ve vzduchu („flycatchers“):

350 m n. m. - lejskovec rudobřichý (*Terpsiphone rufiventer*); 1100 m n. m. - lesknáček žlutobřichý (*Dyaphorophya concreta*); 2200 m n. m. - lesknáček rudobrvý (*Platysteira cyanea*)

frugivoři specialisté:

350 m n. m. - bulbul žlutovousý (*Andropadus latirostris*), bulbul malý (*Andropadus virens*), turako žlutozobý (*Tauraco macrorhynchus*); 1100 m n. m. – turako žlutozobý (*Tauraco macrorhynchus*); 2200 m n. m. - stehlíkovec oranžovozobý (*Linurgus olivaceus*), bulbul horský (*Andropadus tephrolaemus*)

frugivoři generalisté:

350 m n. m. - bulbulec žlutavý (*Phyllastrephus icterinus*); 1100 m n. m. – bulbulec šedohlavý (*Phyllastrephus poliocephalus*)

nektarivoři specialisté:

2200 m n. m. - strdimil severní (*Cinnyris reichenowi*)

nektarivoři generalisté:

350 m n. m. - strdimil olivový (*Cyanomitra olivacea*); 1100 m n. m. - strdimil kamerunský (*Cyanomitra oritis*); 2200 m n. m. - strdimil kamerunský (*Cyanomitra oritis*)

insektivori sbírající potravu na zemi („ground searchers“):

350 m n. m. - timálie světlehrdlá (*Illadopsis rufipennis*); 1100 m n. m. – timálie šedoprsá (*Kakamega poliothorax*); 2200 m n. m. - drozdík horský (*Cossypha isabellae*)

insektivori sbírající hmyz na listech, větvičkách, případně kůře stromů („foliage gleaners“):

350 m n. m. - pěňčák žlutozelený (*Macrosphenus flavicans*); 1100 m n. m. - prinie zelenohřbetá (*Urolais epichlora*), budníček černohlavý (*Phylloscopus herberti*), ťuhýkovec černolessklý (*Laniarius poensis*); 2200 m n. m. - ťuhýkovec žlutoprsý (*Laniarius atroflavus*), prinie zelenohřbetá (*Urolais epichlora*)

3. Výsledky

3.1. Míra hnízdní (pohlavní) aktivity

Míru hnízdní (pohlavní) aktivity jsem pro každé období určovala podle poměru jedinců s vyvinutou hnízdní nažinou, s přítomností spermií a podle poměru počtu odchycených juvenilních jedinců. Celkové počty odchycených jedinců v rámci potravních strategií pro jednotlivá období a nadmořské výšky, které byly použity do analýz, uvádím v Tabulce 2. U hnízdních nažin, spermií i juvenilních jedinců mohou být celkové počty odlišné, jelikož ne všichni odchycení jedinci byli sledováni na přítomnost hnízdních nažin nebo u nich byly odebírány vzorky na přítomnost spermií.

V nížinném lese (350 a 650 m n. m.) bylo za všechna tři období (březen, září a listopad) odchyceno celkem 608 jedinců. Nejvíce bylo odchyceno jedinců z potravní strategie insektivorů sbírající potravu na zemi, relativně hojně chytaní byli také frugivoři specialisté i generalisté a nektarivoři generalisté. Naopak se v odchycích spíše sporadicky objevovali nektarivoři specialisté, granivoři a insektivoroři sbírající hmyz na listech („*foliage gleaners*“).

V lese středních nadmořských výšek (1100 a 1500 m n. m.) bylo odchyceno celkem 512 jedinců ve dvou obdobích roku (září a listopad). Zde patřili mezi nejpočetnější potravní strategii opět insektivoroři sbírající potravu na zemi a dále frugivoři generalisté. Velmi hojnou potravní strategií byli také insektivoroři sbírající hmyz na listech („*foliage gleaners*“). V porovnání s nížinou zde bylo odchyceno mnohem méně specializovaných frugivorů, ale více nektarivorů specialistů. V celkovém součtu byli hojní i granivoři, ovšem za jednotlivá období bylo jedinců této potravní strategie odchyceno poměrně málo.

V horském lese (1800 a 2200 m n. m.) se podařilo odchytit celkem 785 jedinců za dvě období (září, listopad). I zde byli velmi hojnou potravní strategií insektivoroři sbírající potravu na zemi, ovšem nejpočetnější potravní strategií zde byli nektarivoři specialisté. Hojní byli také frugivoři generalisté a insektivoroři sbírající hmyz na listech. Ze všech nadmořských výšek se zde v odchycích vyskytovali v relativně větších počtech granivoři.

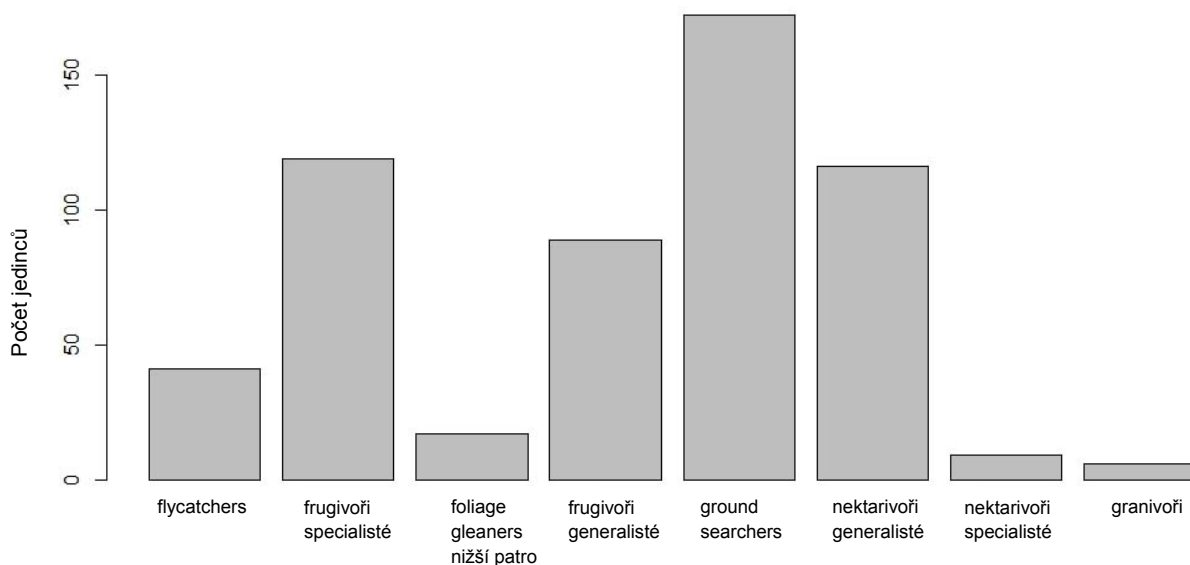
Celkové počty odchycených jedinců v rámci jednotlivých potravních guild ve sledovaných obdobích a nadmořských výškách, ze kterých vycházejí všechny následující analýzy, uvádí Tabulka 2 (u jednotlivých analýz celkové počty jedinců dále neuvádím).

Tabulka 2 – Celkové počty odchycených jedinců ptáků na Kamerunské hoře za jednotlivá období (březen, září, listopad) a nadmořské výšky (nížinný, submontánní a horský les) pro analýzu poměru jedinců s hnízdními nažínami (apt), spermiemi (sp) a pro poměr juvenilních jedinců (juv), a to u jednotlivých potravních strategií.

		Flycatchers			Frugivoři specialisté			Foliage gleaners vyšší patro			Foliage gleaners nižší patro			Frugivoři generalisté			Insektivoři sbírající na zemi			Nektarivoři generalisté			Nektarivoři specialisté			Granivoři			Celkem		
		apt	sp	juv	apt	sp	juv	apt	sp	juv	apt	sp	juv	apt	sp	juv	apt	sp	juv	apt	sp	juv	apt	sp	juv	apt	sp	juv	apt	sp	juv
Nížinný les	březen 2012	8	3	9	38	23	39	0	0	0	7	4	7	22	15	22	51	22	54	28	12	30	3	0	4	2	0	2	159	79	164
	září 2013	9	0	9	6	0	14	0	0	0	3	0	3	11	0	11	24	0	26	17	0	18	2	0	2	0	0	0	72	0	81
	listopad 2011	3	3	3	27	37	37	0	0	0	3	3	3	13	14	15	21	24	26	23	23	24	0	0	0	0	0	0	90	104	102
	listopad 2013	12	5	12	17	11	22	0	0	0	3	2	3	35	21	38	28	19	57	23	15	35	2	0	3	3	2	4	123	75	134
	listopad 2014	8	5	8	7	3	8	0	0	0	1	1	1	4	3	4	19	16	20	9	4	9	0	0	0	1	0	1	49	32	47
Submontánní les	září 2014	7	5	7	1	1	2	14	2	14	27	13	30	23	8	26	65	35	75	10	3	10	2	0	3	15	3	15	164	70	174
	listopad 2011	1	1	1	18	18	19	21	25	26	26	26	28	12	16	16	28	32	34	15	13	15	10	11	11	7	7	8	138	148	148
	listopad 2012	6	4	6	3	1	3	6	4	6	11	5	11	25	13	28	51	37	54	7	2	9	1	1	2	7	5	12	117	72	59
Horský les	září 2013	0	0	0	2	0	2	3	0	3	0	0	0	0	0	0	8	0	10	1	0	1	2	0	2	9	0	9	25	0	26
	listopad 2011	7	9	9	31	36	37	26	25	26	21	23	23	5	8	8	42	49	50	29	28	30	54	72	72	10	25	25	222	275	263
	listopad 2012	2	1	2	31	13	35	21	7	23	23	9	24	5	3	6	19	9	25	18	10	20	17	8	20	2	2	2	138	62	75
	listopad 2014	3	1	3	10	9	14	17	14	19	14	9	14	3	2	3	19	13	19	13	9	13	17	11	25	42	25	56	138	93	162

3.1.1. Nížinný les (350 a 650 m n. m.)

V nížinném lese byly odchvy prováděny celkem ve třech obdobích – v březnu 2012, v září 2013 a v listopadu ve dvou letech, 2011 a 2013. V těchto nadmořských výškách patřili mezi nejpočetnější potravní strategie insektivori sbírající potravu na zemi, následovaní specializovanými frugivory, generalistickými nektarivory a generalistickými frugivory. Naopak nejméně bylo insektivorů lovících potravu ve vzduchu („*flycatchers*“), na listech („*foliage gleaners*“) v nižších patrech lesa, nektarivorů specialistů a granivorů (Obr. 4). U těchto guild nebyl v žádném z období odchycen dostatečný počet jedinců pro analýzy. Rozdíly v míře hnízdní aktivity mezi jednotlivými potravními guildami jsem testovala pomocí Fisherova exaktního testu (typ testu u hladin významnosti dále neuvádím).



Obr. 4 – Celkový počet odchycených jedinců jednotlivých potravních strategií („flycatchers“ – insektivori lovící potravu ve vzduchu, frugivoři specialisté, foliage gleaners nižší patro – insektivori sbírající hmyz na listech v nižším patře lesa, frugivoři generalisté, „ground searchers“ – insektivori sbírající potravu na zemi, nektarivoři generalisté, nektarivoři specialisté a granivoři v nížinném lese (350 a 650 m n. m.) z března 2012, září 2013 a listopadu 2011 a 2013.

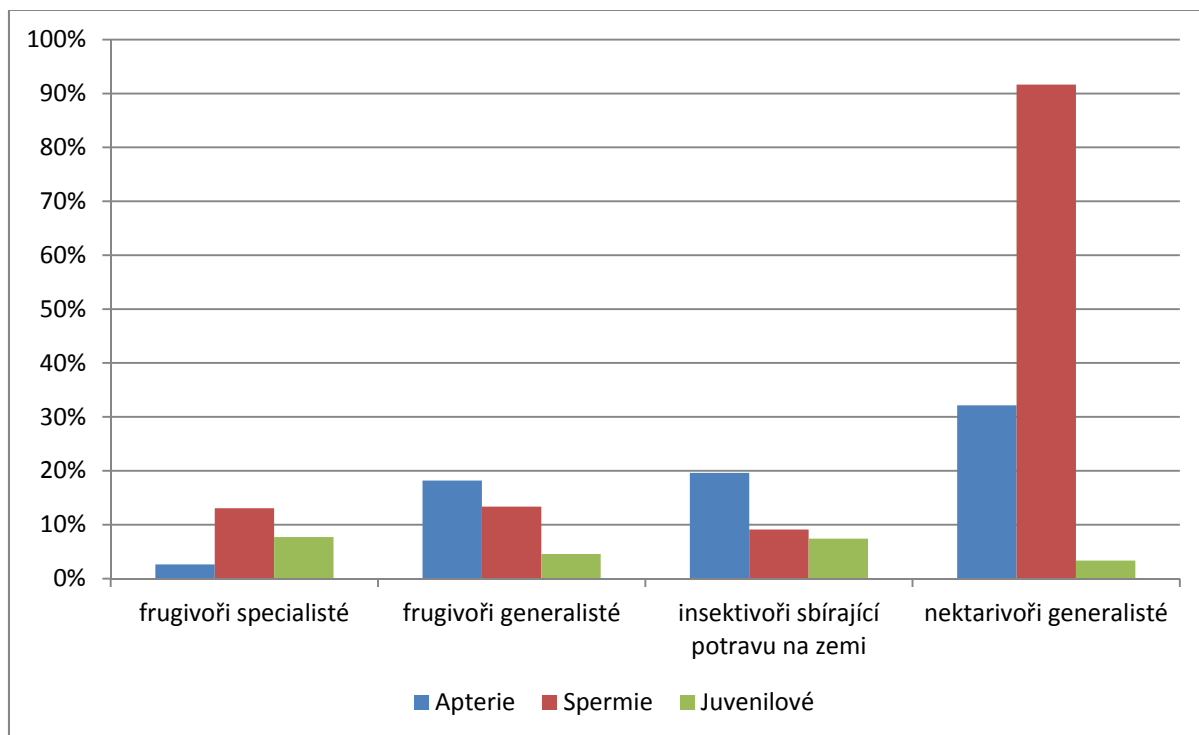
Březen 2012

V březnu 2012 se míra hnízdní aktivity mezi jednotlivými potravními guildami průkazně lišila ve dvou studovaných parametrech – v poměru jedinců s vyvinutou hnízdní nažinou ($p = 0,0085$) a v poměru jedinců s přítomností spermií ($p = 3,882e^{-07}$). Poměr juvenilních jedinců se vzhledem k celkovému počtu odchycených jedinců mezi jednotlivými guildami nelišil ($p = 0,9272$). U všech potravních guild byl poměr juvenilních jedinců poměrně nízký, pohyboval se v rozmezí 3 až 8 %.

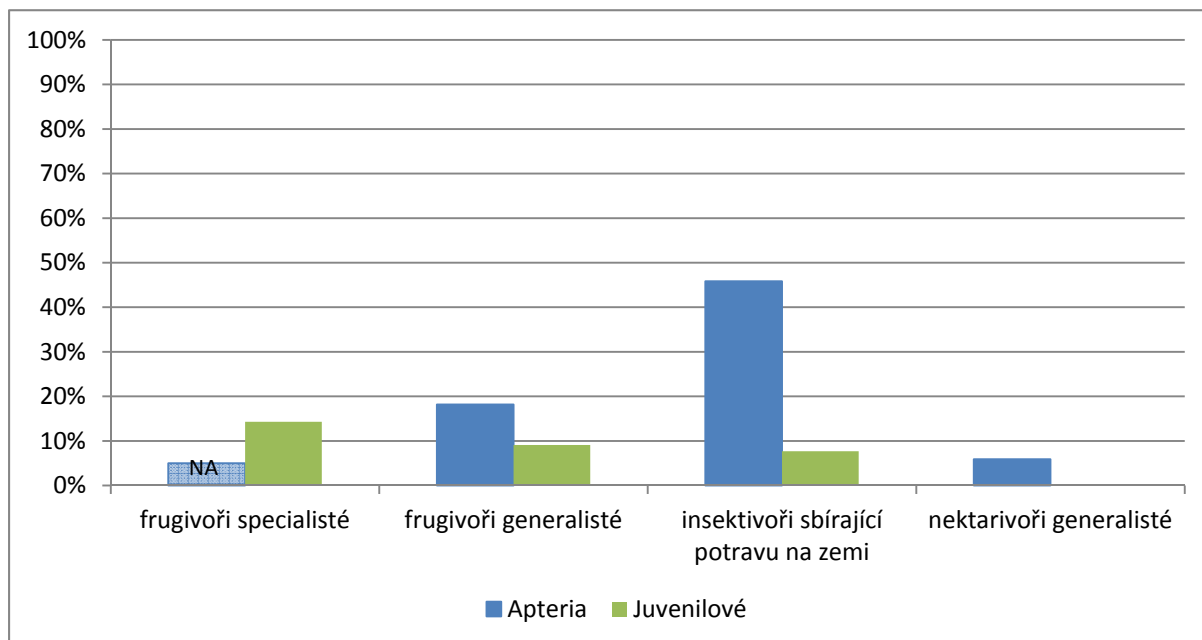
V průběhu března, tedy koncem období sucha vykazovaly nejvyšší hnízdní aktivitu nektarivoři generalisté (Obr. 5). U této potravní strategie mělo relativně nejvíce jedinců hnízdní nažiny (32,1 %) i spermie (91 % jedinců). Zde je ovšem potřeba zmínit, že druhy v této potravní strategii jsou pohlavně dimorfní a vzorky na přítomnost spermií byly tedy na rozdíl od ostatních guild odebírány pouze od samců. Celkový poměr jedinců se spermiemi je oproti ostatním guildám, kde se vyskytovali i samice, nadhodnocen. Poměr jedinců s přítomností nažin byl u všech ostatních potravních guild (specializovaní frugivoři, frugivoři generalisté a insektivoři hledající potravu na zemi) poměrně nízký (2,6 až 19,6 %). Nejméně hnízdních nažin jsem zaznamenala u specializovaných frugivorů (pouze u 2,6 % jedinců). V poměru jedinců se spermiemi se zbylé potravní strategie příliš nelišily, spermie mělo okolo 10 % jedinců.

Září 2013

Z tohoto období chybí záznamy o přítomnosti spermií u odchycených jedinců. Zaznamenala jsem ale rozdíl v poměru hnízdních nažin mezi jednotlivými guildami ($p = 0,0117$). Pouze u specializovaných frugivorů nebyl k poměru hnízdních nažin k dispozici dostatečný počet jedinců ($n = 6$). Relativně nejvíce hnízdních nažin měli insektivoři sbírající potravu na zemi (45,8 %), nejméně naopak nektarivoři generalisté (18,2 %, Obr. 6). Nejvyšší podíl juvenilů z odchycených jedinců měli specializovaní frugivoři (14,3 %), ale mezi strategiemi se poměr odchycených juvenilů k celkovému počtu jedinců výrazně nelišil ($p = 0,4263$).



Obr. 5 – Porovnání míry hnízdní aktivity podle poměru jedinců (v %) s nažinami (Fisherův exaktní test, $p = 0,0085$), spermie (Fisherův exaktní test, $p = 3,882e^{-07}$) a poměru juvenilních jedinců vůči celkovému počtu odchycených jedinců (Fisherův exaktní test, $p = 0,9272$) u různých potravních strategií (frugivoři specialisté, frugivoři generalisté, insektivoroři sbírající potravu na zemi a nektarivoři generalisté). Březen 2012, nížinný les (350 a 650 m n. m.).



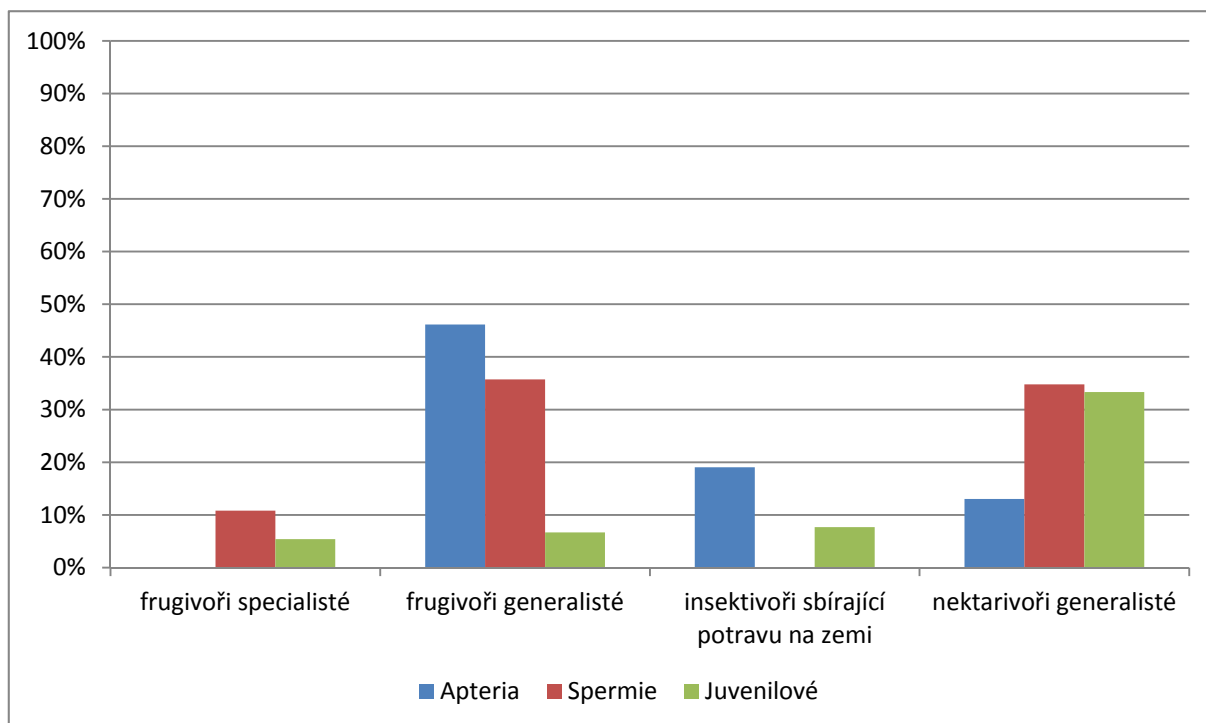
Obr. 6 – Porovnání míry hnízdní aktivity podle poměru jedinců (v %) s nažinami (Fisherův exaktní test, $p = 0,0117$) a poměru juvenilních jedinců vůči celkovému počtu odchycených jedinců (Fisherův exaktní test, $p = 0,4263$) u různých potravních strategií (frugivoři specialisté, frugivoři generalisté, insektivoroři sbírající potravu na zemi a nektarivoři generalisté). Září 2013, nížinný les (350 a 650 m n. m.).

Listopad 2011

V listopadu 2011 se míra hnízdní aktivity mezi potravními strategiemi výrazně lišila, a to ve všech třech studovaných parametrech – v poměru jedinců s hnízdními nažinami ($p = 0,001$) a se spermiemi ($p = 0,0011$), i v poměru juvenilních jedinců ($p = 0,0138$).

Hnízdní nažiny byly nejčastěji vyvinuté u frugivorů generalistů (46,2 % jedinců), naopak ze specializovaných frugivorů neměl hnízdní nažinu ani jeden z odchycených jedinců (Obr. 7). Poměrně vysoký poměr hnízdních nažin (19 %) měli i insektivori sbírající potravu na zemi. Z Obr. 7 je dále vidět, že poměr odchycených jedinců s přítomnými spermiemi se příliš nelišil u frugivorů generalistů a nektarivorů generalistů, u obou skupin dosahoval okolo 35 %. Zde je ovšem potřeba zmínit, že zatímco u generalistických frugivorů se jedná o poměr ze všech odchycených jedinců, u nektarivorů pouze od samců. Relativní poměr je tak zřejmě vyšší u frugivorů. Méně častý byl výskyt spermií u specializovaných frugivorů, z insektivorů sbírajících potravu na zemi neměl spermie žádný z odchycených jedinců.

Juvenilní jedinci byli nejvíce zastoupeni u guildy nektarivorů generalistů (33,3 %). Ostatní potravní strategie měly zastoupení juvenilů celkově nízké, okolo 6 % z celkového počtu odchycených jedinců dané strategie.

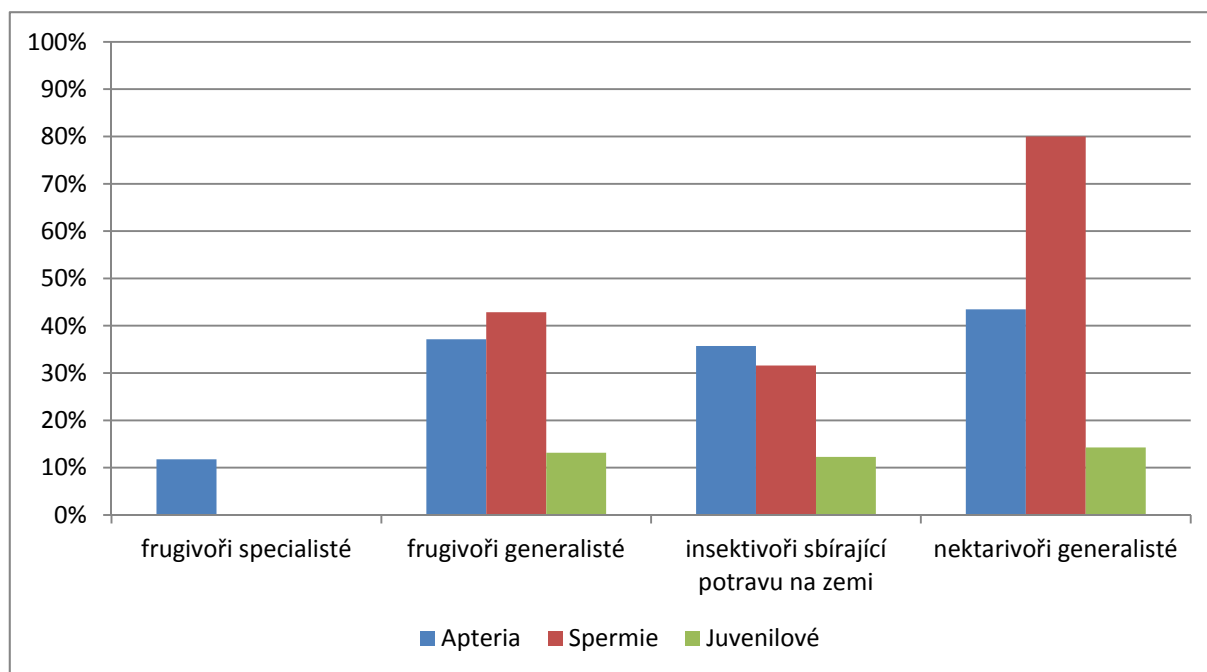


Obr. 7 – Porovnání míry hnízdní aktivity podle poměru jedinců (v %) s nažinami (Fisherův exaktní test, $p = 0,001$), spermiemi (Fisherův exaktní test, $p = 0,0011$) a poměru juvenilních jedinců vůči celkovému počtu odchycených jedinců (Fisherův exaktní test, $p = 0,0138$) u různých potravních strategií (frugivori specialisté, frugivori generalisté, insektivori sbírající potravu na zemi a nektarivori generalisté). Listopad 2011, nížinný les (350 a 650 m n. m.)

Listopad 2013

Na rozdíl od listopadu 2011 nebyl v roce 2013 v listopadu výrazný rozdíl v míře hnízdní aktivity jednotlivých guild (pro hnízdní nažiny $p = 0,1698$, pro juvenilny $p = 0,3077$), výrazně se lišily pouze poměry spermií ($p = 0,0002$).

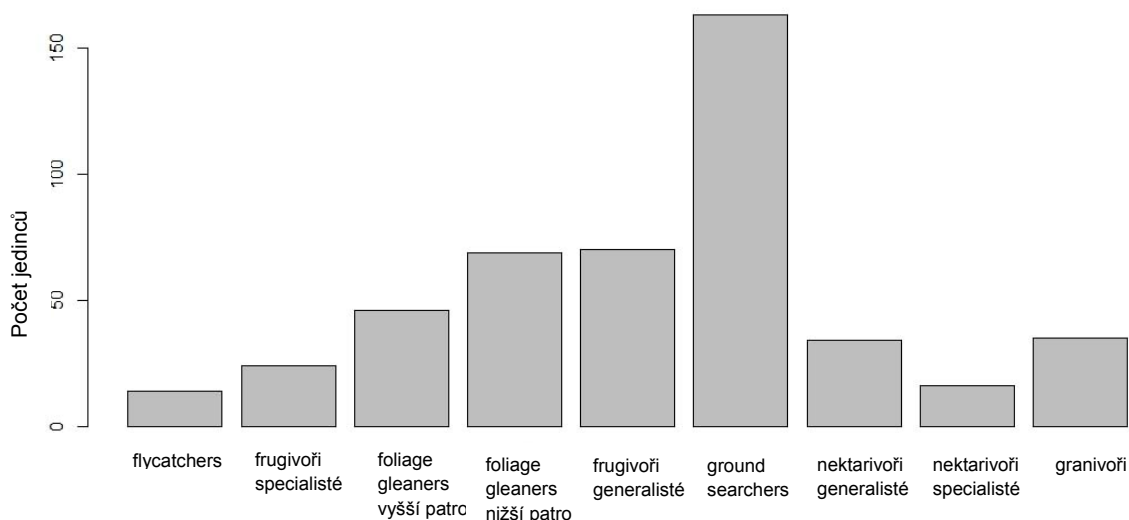
Celkově se dá říci, že hnízdní aktivita byla relativně vysoká, vyšší než ve stejném období v roce 2011. Téměř nulovou hnízdní aktivitu ovšem vykazovali specializovaní frugivoři, a to ve všech sledovaných parametrech. Vysoké podíly jedinců s nažinami měli frugivoři generalisté, insektivori sbírající potravu na zemi i nektarivoři generalisté (Obr. 8). Vysoký byl u těchto skupin i poměr jedinců se spermiemi (11 až 36 %). Relativně nejčastější byly spermie u nektarivorů generalistů (80 % jedinců; pozn. – u této skupiny vzorky spermií odebírány jen od samců), vysoký podíl jsem zaznamenala i u frugivorů generalistů (42,9 %) a insektivorů sbírajících na zemi (31,6 %). U frugivorů generalistů neměl oproti tomu spermie ani jeden z odchycených jedinců, u této strategie jsem v odchycích nezaznamenala ani žádného juvenilního jedince. U zbylých potravních strategií bylo odchyceno vždy kolem 13 % juvenilních jedinců.



Obr. 8 – Porovnání míry hnízdní aktivity podle poměru jedinců (v %) s nažinami (Fisherův exaktní test, $p = 0,1698$), spermiemi (Fisherův exaktní test, $p = 0,0002$) a poměru juvenilních jedinců vůči celkovému počtu odchycených jedinců (Fisherův exaktní test, $p = 0,3077$) u různých potravních strategií (frugivoři specialisté, frugivoři generalisté, insektivori sbírající potravu na zemi a nektarivoři generalisté). Listopad 2013, nížinný les (350 a 650 m n. m.)

3.1.2 Les střední výšky (950, 1100 a 1500 m n. m.)

Ze střední nadmořské výšky mám k dispozici odchyty pouze ze dvou období, ze září 2014 (950 m n. m.) a listopadu ve dvou letech, 2011 (1500 m n. m.) a 2012 (1100 m n. m.). Nejpočetněji zastoupenou guildou v odchycích byli ve středních nadmořských výškách insektivori sbírající potravu na zemi a dále insektivori sbírající hmyz na listech („*foliage gleaners*“) v nižším patře lesa a frugivori generalisté. V menších počtech to byli také insektivori sbírající hmyz na listech ve vyšších patrech lesa, nektarivori generalisté, granivori, nektarivori specialisté a insektivori lovící potravu ve vzduchu („*flycatchers*“, Obr. 9). Rozdíly v míře hnízdní aktivity jednotlivých potravních strategií byly opět testovány pomocí Fisherova exaktního testu (typ testu dále u hladin významnosti neuvádím).



Obr. 9 – Celkový počet odchycených jedinců jednotlivých potravních strategií („*flycatchers*“ – insektivori lovící potravu ve vzduchu, frugivori specialisté, „*foliage gleaners*“ – insektivori sbírající hmyz na listech ve vyšších a nižších patrech lesa, frugivori generalisté, „*ground searchers*“ – insektivori sbírající potravu na zemi, nektarivori generalisté, nektarivori specialisté, granivori) v lese střední výšky (950, 1100 a 1500 m n. m.) ze září 2013 a listopadu 2011 a 2012.

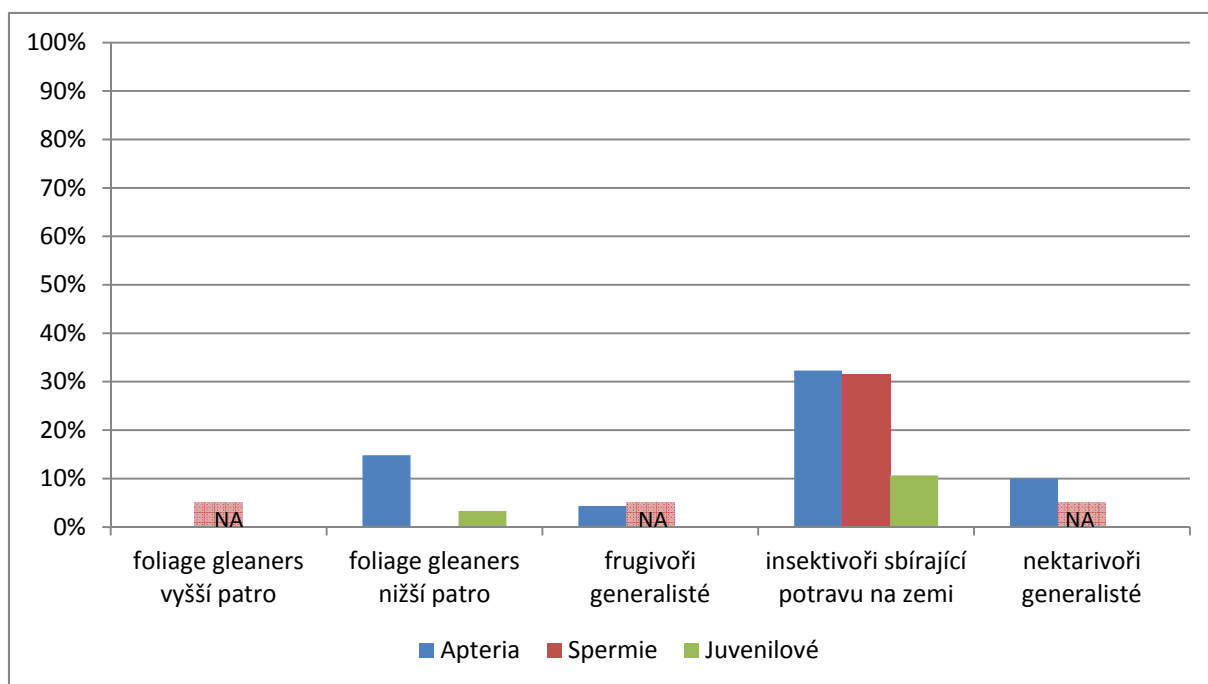
Září 2014

V září 2014, tedy v období vrcholícího období dešťů, byli v počtech dostatečných pro analýzy odchyceny pouze potravní strategie insektivorů sbírající hmyz na listech („*foliage gleaners*“) v nižších, respektive vyšších patrech lesa, dále frugivori generalisté, insektivori sbírající potravu na zemi a nektarivori generalisté. U třech guild („*foliage gleaners*“ ve vyšších patrech, frugivori generalisté a nektarivori generalisté) byla přítomnost spermií sledována

u velmi malého počtu odchycených jedinců, proto nebyly zahrnuty do porovnání poměru jedinců se spermii.

Míra hnízdní aktivity se v tomto období mezi jednotlivými guildami významně lišila (pro hnízdní nažiny $p = 0,0051$, pro spermie $p = 0,0228$, srovnány pouze potravní strategie s dostatečným počtem jedinců). Podle poměru jedinců s hnízdními nažinami i se spermii vykazovala podobně jako v podobném období v nížině, nejvyšší míru hnízdní aktivity potravní guilda insektivorů sbírající potravu na zemi. Naopak nulovou hnízdní aktivitu vykazovali „*foliage gleaners*“ lovící hmyz ve vyšších patrech lesa. U nich neměl hnízdní nažinu ani jeden z odchycených jedinců. I u ostatních potravních guild byla hnízdní aktivita celkově velmi nízká, poměr jedinců s hnízdními nažinami se pohyboval mezi 4,3 a 14,8 % (Obr. 10).

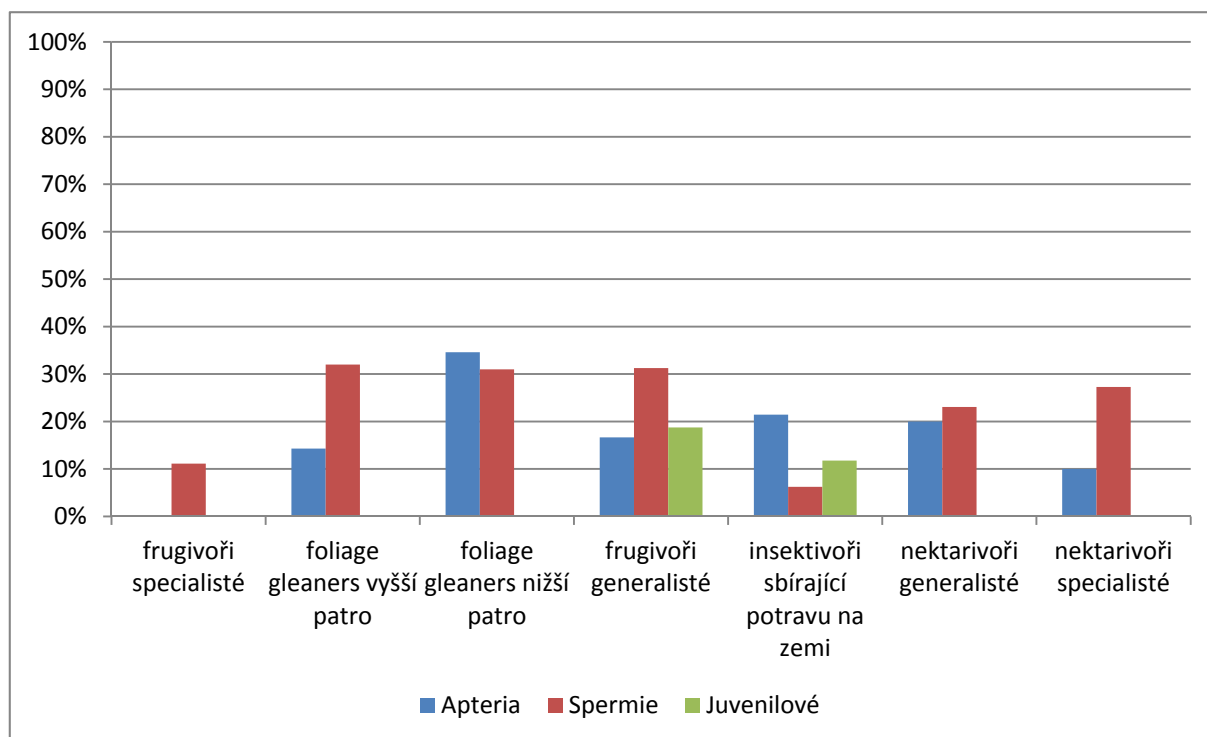
Poměry juvenilních jedinců se mezi potravními strategiemi významně nelišily ($p = 0,2768$). Relativně vyšší podíl juvenilních jedinců (11 %) jsem, podobně jako v případě poměru jedinců s nažinami a spermii, opět zaznamenala u insektivorů sbírajících potravu na zemi.



Obr. 10 - Porovnání míry hnízdní aktivity podle poměru jedinců (v %) s nažinami (Fisherův exaktní test, $p = 0,0051$), spermii (Fisherův exaktní test, $p = 0,0228$) a poměru juvenilních jedinců vůči celkovému počtu odchycených jedinců (Fisherův exaktní test, $p = 0,2768$) u různých potravních strategií („*foliage gleaners*“ ve vyšších a nižších patrech lesa, frugivoři generalisté, insektivoroři sbírající potravu na zemi a nektarivoři generalisté). Zář 2014, les střední výšky (950, 1100 a 1500 m n. m.)

Listopad 2011

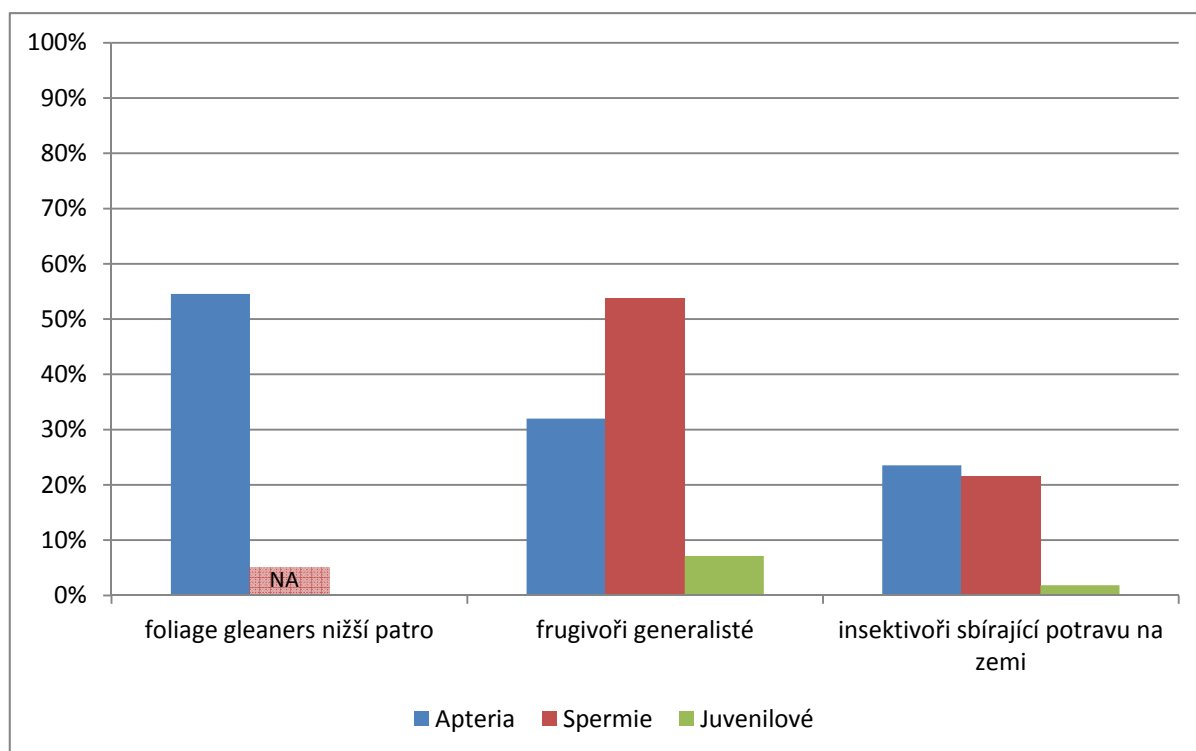
V odchycích z listopadu 2011 (začátek období sucha) se celkově vyskytovali zástupci více potravních strategií než v září 2014 (vrchol období dešťů). Oproti září 2014 byli ve větší míře odchyceni ještě specializovaní frugivoři a specializovaní nektarivoři (viz Tabulku 2). Rozdíly v míře hnízdní aktivity mezi jednotlivými potravními guildami nebyly příliš výrazné (pro hnízdní nažiny $p = 0,1199$, pro spermie $p = 0,095$), ovšem celkově byla aktivita pro většinu skupin výrazně vyšší, než v září 2014. Z Obr. 11 je vidět nepatrně větší míra hnízdní aktivity u insektivorů sbírajících hmyz na listech („*foliage gleaners*“) v nižších patrech lesa, zejména podle přítomnosti hnízdních nažin (hnízdní nažinu mělo 34,6 % jedinců). Naopak velmi nízkou hnízdní aktivitu jsem zaznamenala u specializovaných frugivorů. Z těch neměl hnízdní nažinu ani jeden z odchycených jedinců a spermie byly přítomné pouze u 11,1 % jedinců. Poměrně výrazně se jednotlivé guildy lišily v poměru odchycených juvenilních jedinců ($p = 0,0006$). Nejvíce jich patřilo mezi frugivory generalisty a mezi insektivory sbírající potravu na zemi, u nichž jsem naopak zaznamenala velmi nízký poměr spermií (6,3 %). Pro ostatní potravní strategie nebyl odchycen žádný juvenilní jedinec.



Obr. 11 - Porovnání míry hnízdní aktivity podle poměru jedinců (v %) s nažinami (Fisherův exaktní test, $p = 0,1199$), spermiemi (Fisherův exaktní test, $p = 0,095$) a poměru juvenilních jedinců vůči celkovému počtu odchycených jedinců (Fisherův exaktní test, $p = 0,0006$) u různých potravních strategií (frugivoři specialisté, „foliage gleaners ve vyšším a nižším patře lesa, frugivoři generalisté, insektivoroři sbírající potravu na zemi a nektarivoři generalisté). Listopad 2011, les střední výšky (950, 1100 a 1500 m n. m.)

Listopad 2012

Následujícího roku 2012 bylo v listopadu odchyceno mnohem méně potravních strategií. V dostatečných počtech byli odchyceni pouze insektivori sbírající hmyz na listech, frugivoři generalisté a insektivori sbírající potravu na zemi. Poměry jedinců s hnízdnicí nažinami a poměry juvenilních jedinců se mezi těmito guildami v tomto období nelišily (pro hnízdnicí nažiny $p = 0,1239$, pro juvenily $p = 0,5$). Opět se ale potvrdila poměrně vysoká hnízdnicí aktivita, poměry hnízdnicí nažin u těchto tří skupin dosahovaly 24 – 55 %. Poměrně vysoký byl i poměr jedinců se spermiemi u generalistických frugivorů (55 %) oproti insektivorům sbírajícím potravu na zemi ($p = 0,0402$, Obr. 12). Z insektivorů sbírajících hmyz na listech nebyl na přítomnost spermií v tomto období sledován dostatečný počet jedinců.

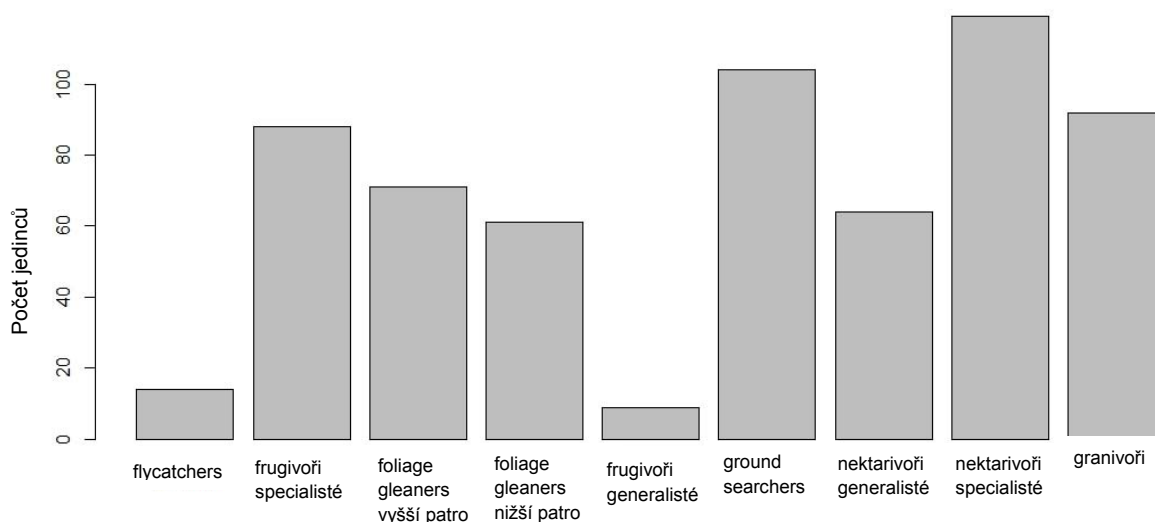


Obr. 12 - Porovnání míry hnízdnicí aktivity podle poměru jedinců (v %) s nažinami (Fisherův exaktní test, $p = 0,1239$), spermiemi (Fisherův exaktní test, $p = 0,0402$) a poměru juvenilních jedinců vůči celkovému počtu odchycených jedinců (Fisherův exaktní test, $p = 0,5$) u různých potravních strategií („*foliage gleaners*“ v nižším patře lesa, frugivoři generalisté a insektivori sbírající potravu na zemi). Listopad 2012, les střední výšky (950, 1100 a 1500 m n. m.)

3.1.3 Horský les

Odchyty v horském lese pocházejí z nadmořské výšky 1800 m., kde byly prováděny v listopadu 2012, a dále z 2200 m n. m. v listopadu 2011 a 2014. V září 2013 ve výšce 2200 m n. m. nebyl odchycen dostatečný počet jedinců pro analýzy a toto období tedy není dále zahrnuto.

V horském lese byli celkem nejpočetnější potravní skupinou specializovaní nektarivoři, dále insektivoroři sbírající potravu na zemi a specializovaní frugivoři. V porovnání s nižšími nadmořskými výškami zde byli relativně hojně zastoupeni i granivoři. Relativně hojní byli také insektivoroři sbírající hmyz na listech ve vyšších i nižších patrech lesa a nektarivoři generalisté. Nejméně zastoupenými potravními guildami byli insektivoroři lovící potravu ve vzduchu („flycatchers“) frugivoři generalisté (Obr. 13).



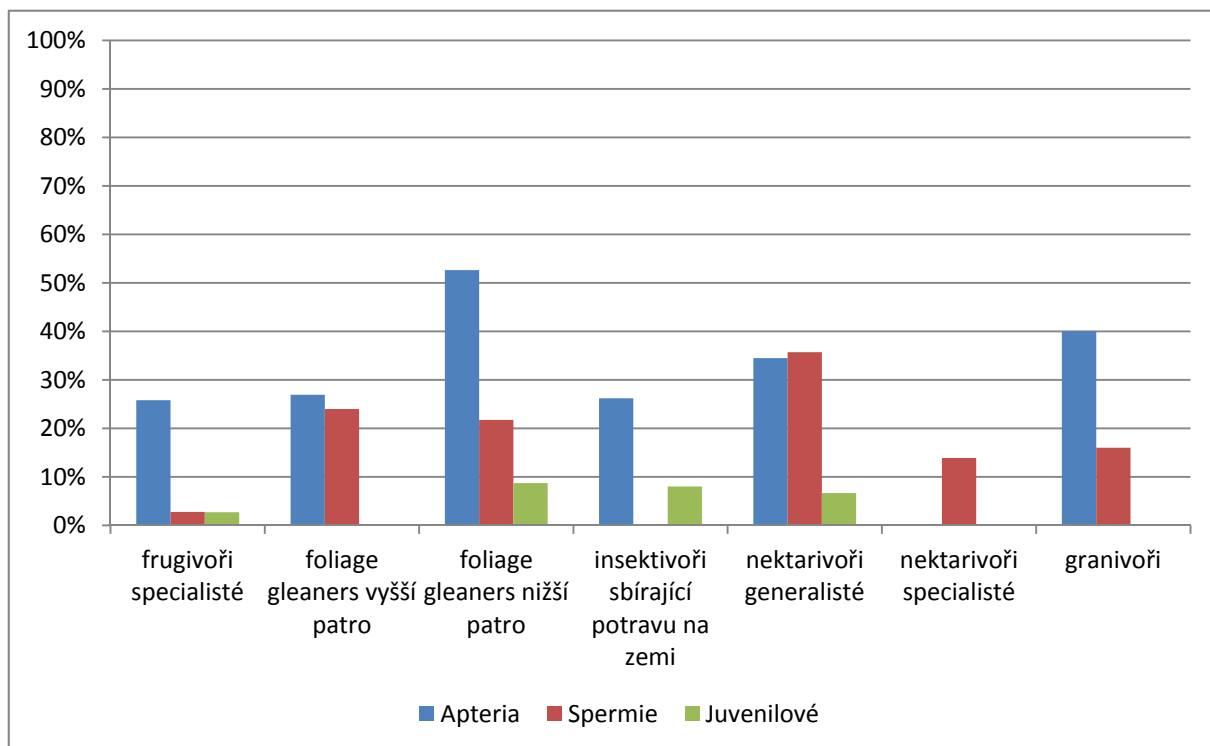
Obr. 13 – Celkový počet odchycených jedinců jednotlivých potravních strategií („flycatchers“ – insektivoroři lovící potravu ve vzduchu, frugivoři specialisté, „foliage gleaners“ – insektivoroři sbírající hmyz na listech ve vyšším a nižším patře lesa, frugivoři generalisté, „ground searchers“ – insektivoroři sbírající potravu na zemi, nektarivoři generalisté, nektarivoři specialisté a granivoři) v horském lese (1800 a 2200 m n. m.) z listopadu 2011, 2012 a 2014.

Listopad 2011

V roce 2011 byly odchyceny zástupci všech potravních strategií, kromě insektivorů lovících potravu ve vzduchu („*flycatchers*“) a generalistických frugivorů. U většiny potravních guild zde byl v porovnání se stejným obdobím ve střední nadmořské výšce častější výskyt hnízdnic nažin (nejčastěji okolo 30 až 50 %), ale méně častý výskyt spermií (14 až 36 %). Na rozdíl od střední nadmořské výšky se v horském lese jednotlivé potravní strategie velmi lišili jak v poměru jedinců s hnízdnicími nažinami, tak v poměru jedinců se spermiemi (Pearsonova chí-kvadrát test, pro nažiny – $X^2 = 29.5465$, $df = 6$, $p = 4.793e-05$, pro spermie – $X^2 = 26.0842$, $df = 6$, $p = 0.0002$).

Hnízdní nažiny se nejčastěji vyskytovali u insektivorů sbírajících hmyz na listech („*foliage gleaners*“) v nižších patrech lesa (52,6 %), relativně vysoký byl poměr hnízdnicí nažin také u granivorů (40 %) a u nektarivorů generalistů (34,5 %, Obr. 14). Naopak u specializovaných nektarivorů neměl hnízdní nažiny ani jeden z odchycených jedinců, minimální byl také poměr spermií (2,8 %). U ostatních potravních guild se poměr hnízdnicí nažin pohyboval kolem 26 %. Poměr spermií byl nejvyšší u nektarivorů generalistů (35,7 %), ale v tomto případě poměr vychází opět kvůli výraznému pohlavnímu dimorfismu pouze z odchycených samců. Minimální poměry jedinců se spermiemi vykazovaly potravní strategie frugivorů specialistů a insektivorů sbírajících potravu na zemi (0 až 2,8 %). U ostatních skupin to bylo mezi 13,8 a 21,7 %.

Výrazný byl také rozdíl v poměru juvenilních jedinců (Fisherův exaktní test, $p = 0,0466$). Vyšší poměr juvenilů (6,7 až 8,7 %) byl v rámci potravní strategie insektivorů sbírajících hmyz na listech („*foliage gleaners*“) v nižších patrech lesa, insektivorů sbírajících potravu na zemi a nektarivorů generalistů. U specializovaných frugivorů to byly necelé 3 %, u nektarivorů specialistů a granivorů nebyl odchycen ani jeden juvenil (Obr. 14).



Obr. 14 - Porovnání míry hnízdní aktivity podle poměru jedinců (v %) s nažinami (Pearsonův chí-kvadrát test, $X^2 = 29.5465$, $df = 6$, $p = 4.793e-05$), spermiemi (Pearsonův chí-kvadrát test, $X^2 = 29.5465$, $df = 6$, $p = 4.793e-05$) a poměru juvenilních jedinců vůči celkovému počtu odchycených jedinců (Fisherův exaktní test, $p = 0,0466$) různých potravních strategií (frugivoři specialisté, „*foliage gleaners*“ ve vyšších a nižších patrech lesa, insektivori sbírající potravu na zemi, nektarivoři generalisté, nektarivoři specialisté a granivoři). Listopad 2011, horský les (2200 m n. m.)

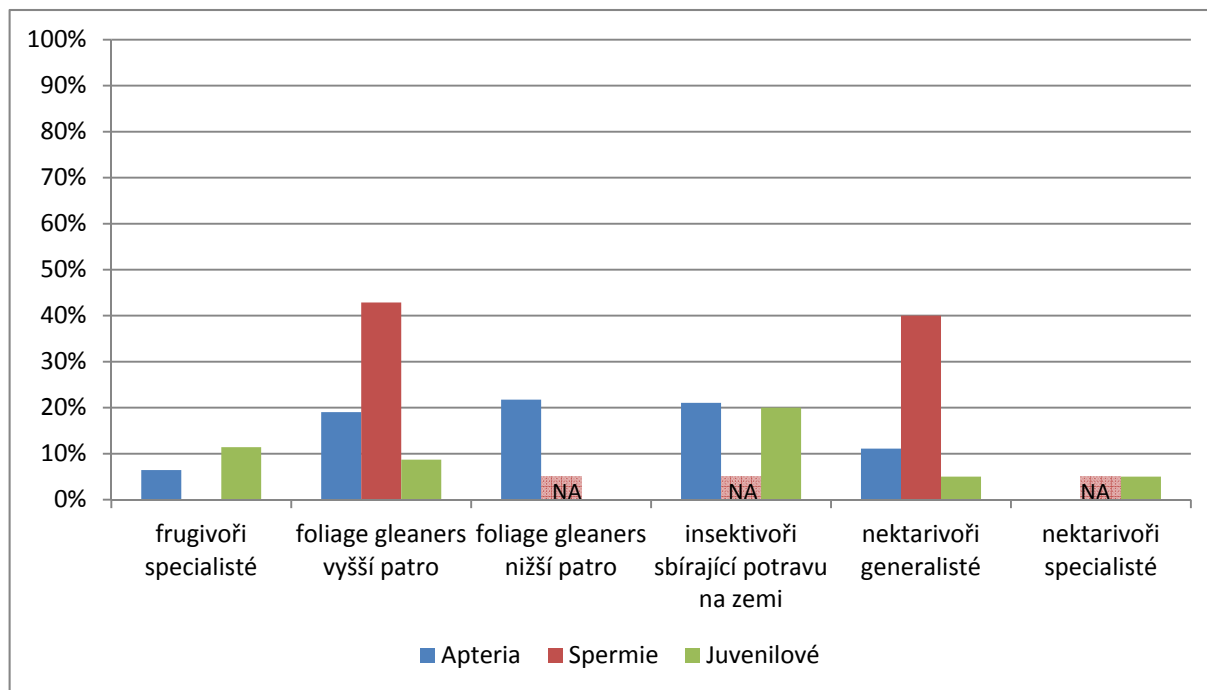
Listopad 2012

V listopadu 2012 byly odchvy prováděny v nadmořské výšce 1800 m n. m. Oproti roku 2011 se zde potravní strategie výrazně nelišily v četnosti výskytu hnízdních nažin (Fisherův exaktní test, $p = 0,1831$) ani ve výskytu juvenilních jedinců ($p = 0,2251$).

Přesto je z grafu (Obr. 15) vidět nepatrně vyšší poměr hnízdních nažin u insektivorů sbírajících hmyz na listech („*foliage gleaners*“) a u insektivorů sbírajících potravu na zemi (19 - 21,7 %). Méně časté byly hnízdní nažiny u specializovaných frugivorů a nektarivorů a u nektarivorů generalistů (0 – 11 %). Poměr juvenilních jedinců vůči celkovému počtu odchycených jedinců se u všech potravních strategií pohyboval v rozmezí 5 až 20 %.

U potravních strategií insektivorů sbírajících hmyz na listech („*foliage gleaners*“) v nižších vrstvách lesa, insektivorů hledajících potravu na zemi a u nektarivorů nebyl u dostatečného počtu jedinců odebrán vzorek na přítomnost spermií. U zbývajících guild se v počtu jedinců

se spermiemi ukázal prokazatelný rozdíl (Fisherův exaktní test, $p = 0,0237$). Zatímco insektivori sbírající hmyz na listech („*foliage gleaners*“) ve vyšších patrech lesa a nektarivoři generalisté měli spermie ve 43 %, respektive 40 %, z frugivorů neměl spermie ani jeden z odchycených jedinců (Obr. 15).



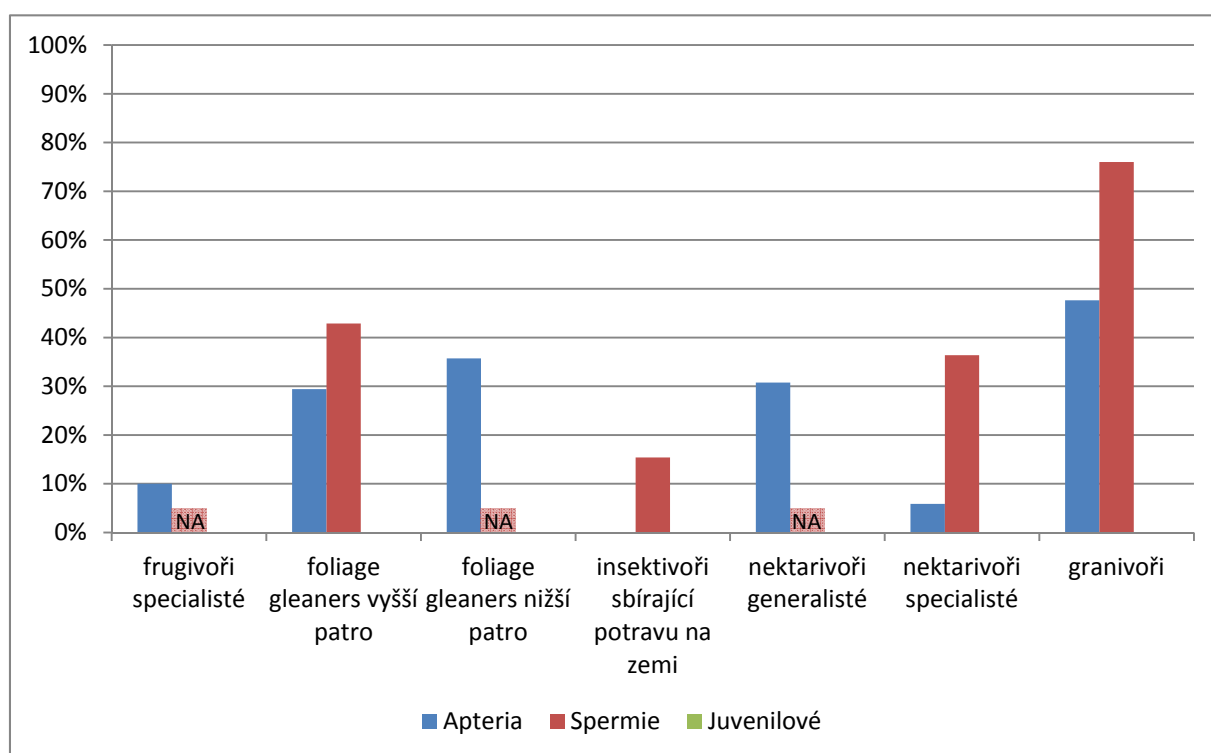
Obr. 15 - Porovnání míry hnízdní aktivity podle poměru jedinců (v %) s nažinami (Fisherův exaktní test, $p = 0,1831$), spermiemi (Fisherův exaktní test, $p = 0,0237$) a poměru juvenilních jedinců vůči celkovému počtu odchycených jedinců (Fisherův exaktní test, $p = 0,2251$) u různých potravních strategií (frugivoři specialisté, „*foliage gleaners*“ ve vyšších a nižších patrech lesa, insektivori sbírající potravu na zemi, nektarivoři generalisté a nektarivoři specialisté). Listopad 2012, horský les (1800 m n. m.).

Listopad 2014

V listopadu 2014 v nadmořské výšce 2200 m n. m. se míra hnízdní aktivity jednotlivých potravních strategií opět výrazně lišila. Rozdíl v poměru jedinců s hnízdními nažinami byl významný pro všechny potravní strategie (Pearsonův chí-kvadrát test, $X^2 = 21,9389$, $df = 6$, $p = 0,0012$). Do testování rozdílů v poměru jedinců se spermiemi nebyly pro nedostatečný počet jedinců odebraných na vzorek přítomnosti spermií zahrnuty potravní strategie frugivoři specialisté, insektivori sbírající hmyz na listech („*foliage gleaners*“) v nižším patře lesa a nektarivoři generalisté. Ostatní guildy se v poměru jedinců se spermiemi významně lišily (Fisherův exaktní test, $p = 0,0024$).

Z grafu (Obr. 16) je vidět výrazný rozdíl v poměru jedinců s hnízdními nažinami u jednotlivých skupin (0 – 47,6 %). Například oproti listopadu 2011 ve stejné nadmořské výšce je patrná vyšší míra hnízdní aktivity u granivorů (47,6 % jedinců s hnízdními nažinami, 76 % jedinců se spermiemi). Relativně vysoký poměr jedinců se spermiemi vykazovaly také guildy insektivorů sbírající hmyz na listech ve vyšších patrech lesa a specializovaní nektarivoři (36,4 až 42,8 %). Nejméně jedinců se spermiemi bylo v rámci skupiny insektivorů sbírajících potravu na zemi (15,4 %). U této skupiny rovněž žádný z odchycených jedinců neměl vytvořené hnízdní nažiny.

Juvenilní jedinci nebyli v tomto období odchyceni u žádné potravní guildy.



Obr. 16 - Porovnání míry hnízdní aktivity podle poměru jedinců (v %) s nažinami (Pearsonův chí-kvadrát test, $X^2 = 21,9389$, $df = 6$, $p = 0,0012$) a se spermiemi (Fisherův exaktní test, $p = 0,0024$) u různých potravních strategií (frugivoři specialisté, „*foliage gleaners*“ ve vyšších a nižších patrech lesa, insektivoroři sbírající potravu na zemi, nektarivoři generalisté, nektarivoři specialisté a granivoři). Listopad 2014, horský les (2200 m n. m.)

3.2 Mezielevační rozdíly v míře hnízdní aktivity

Rozdíly v míře hnízdní aktivity jednotlivých potravních strategií podél elevačního gradientu jsem testovala pomocí Fisherova exaktního testu. Výsledky testů jsou uvedeny v následující Tabulce 3. Tyto rozdíly Pro každou potravní guildu byly do testování rozdílů byly zahrnuty pouze ty měsíce, ve kterých bylo odchyceno minimálně deset jedinců v alespoň dvou

nadmořských výškách. Ve většině případů se jedná pouze o odchyty v listopadu 2011, pro insektivory sbírající hmyz na listech („*foliage gleaners*“) v nižších patrech lesa je k dispozici ještě listopad 2012 a pro insektivory sbírající potravu na zemi 2012 a 2014.

V naprosté většině případů rozdíl míry hnízdní aktivity mezi jednotlivými nadmořskými výškami nebyl průkazný. Významný rozdíl se ukázal pouze mezi poměry jedinců s hnízdními nažinami u skupiny specializovaných frugivorních ptáků ($p = 0,001$), ovšem u dalších dvou sledovaných parametrů rozdíl průkazný nebyl (Tabulka 3). Dále se výrazně lišily pouze poměry odchycených juvenilních jedinců v různých nadmořských výškách u skupiny insektivorů sbírající potravu na zemi a nektarivorů generalistů.

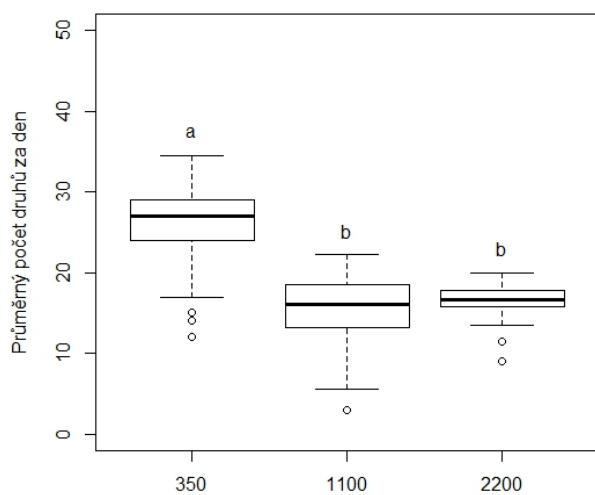
Tabulka 3 – Rozdíly mezi jednotlivými nadmořskými výškami – nížinný les („350 m“), les střední výšky („1100 m“) a horský les („2200 m“) - v míře hnízdní aktivity pro tři parametry (poměr jedinců s přítomnou hnízdní nažinou, poměr jedinců se spermii a poměr juvenilů k celkovému počtu odchycených jedinců) v daném období. Uvedená p hodnota je výsledkem Fisherova exaktního testu.

Potravní strategie	Srovnávané nadmořské výšky	Období	Apteria	Spermie	Juvenilové
frugivoři specialisté	350 - 1100 - 2200	listopad 2011	$p = 0,001^*$	$p = 0,3996$	$p = 0,7996$
" <i>foliage gleaners</i> " ve vyšších patrech lesa	1100 - 2200	listopad 2011	$p = 0,4754$	$p = 0,7536$	$p = 1$
" <i>foliage gleaners</i> " v nižších patrech lesa	1100 - 2200	listopad 2011	$p = 0,3597$	$p = 0,5322$	$p = 0,1984$
		listopad 2012	$p = 0,1143$	NA	$p = 1$
frugivoři generalisté	350 - 1100	listopad 2011	$p = 0,2016$	$p = 1$	$p = 0,5996$
insektivoroři sbírající potravu na zemi	350 - 1100 - 2200	listopad 2011	$p = 0,8531$	$p = 0,1414$	$p = 0,2062$
	1100 - 2200	listopad 2012	$p = 1$	NA	$p = 0,011^*$
	350 - 2200	listopad 2014	$p = 1$	$p = 0,5731$	$p = 0,4872$
nektarivoři generalisté	350 - 1100 - 2200	listopad 2011	$p = 0,1864$	$p = 0,7844$	$p = 0,0054^*$
nektarivoři specialisté	1100 - 2200	listopad 2011	$p = 0,1562$	$p = 0,3663$	$p = 1$

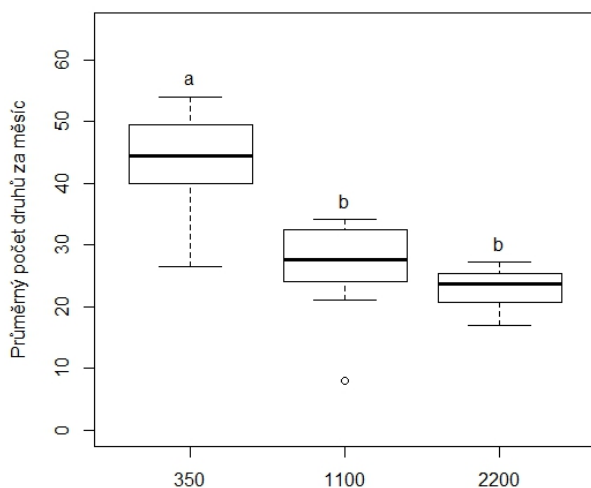
3.3. Zpěvní aktivita ptačích společenstev

3.3.1. Druhovú bohatost zpívajících společenstev v průběhu roku

V nížinném lese (350 m n. m.) bylo pomocí songmeterů zaznamenáno během celého roku mnohem více druhů, celkem 102, v porovnání s ostatními nadmořskými výškami (83 v 1100 m a 55 druhů v 2200 m n. m.). Počet zaznamenaných druhů klesal s nadmořskou výškou i pro měřítko jednotlivých měsíců a dní. Nadmořské výšky se průkazně lišily jak v průměrném počtu zaznamenaných druhů za den (ANOVA, $F = 107.1$, $df = 2$, $p = <2e-16$, Obr. 17), tak za měsíc (ANOVA, $F = 31.93$, $df = 2$, $p = 1.93e-08$, Obr. 18). Post-hoc testy (neparametrický Tukeyho test) ovšem ukázaly, že v těchto parametrech se lišila pouze nížina od obou vyšších nadmořských výšek (Obr. 17 a 18),

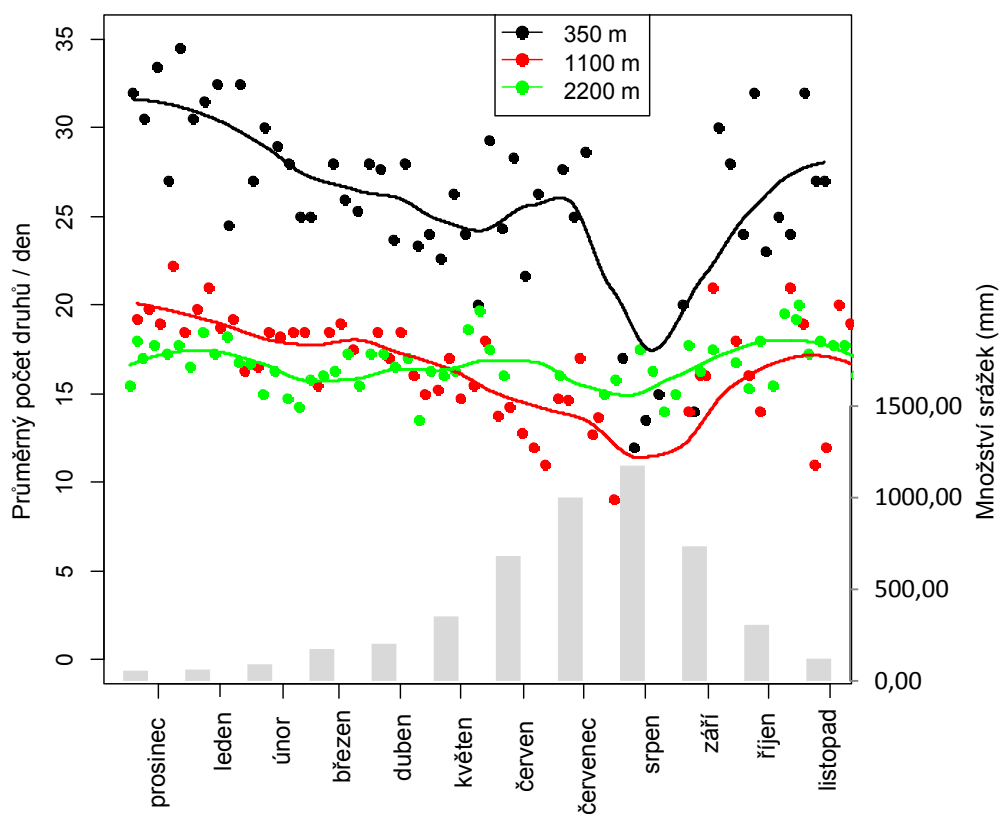


Obr. 17 – Počet druhů (průměrný počet druhů z jednotlivých songmeterů) zaznamenaných za jeden den v nížinném lese („350“), lese střední výšky („1100“) a horském lese („2200“). Box-ploty zobrazují medián, mezikvartilové rozpětí a horní a dolní kvartil hodnot. Různá písmena označují statistické významné rozdíly mezi jednotlivými nadmořskými výškami (post hoc neparametrický Tukeyho test, $p < 0,05$).



Obr. 18 – Počet druhů (průměrný počet druhů z jednotlivých songmeterů) zaznamenaných za jeden měsíc v nížinném lese („350“), lese střední výšky („1100“) a horském lese („2200“). Graf ukazuje medián, mezikvartilové rozpětí a horní a dolní kvartil. Různá písmena označují statisticky významné rozdíly mezi jednotlivými nadmořskými výškami (post hoc neparametrický Tukeyho test, $p < 0,05$).

Obr. 19 znázorňuje trend v počtu ozývajících se druhů za den během roku ve třech sledovaných nadmořských výškách. Nejvíce druhů se během celého roku hlasově projevovalo v nížině (350 m n. m.), počty druhů ve vyšších nadmořských výškách (1100 m a 2200 m n. m.) byly srovnatelné. Nejvyšší míru sezonality v počtu ozývajících se druhů vykazovalo ptačí společenstvo nížinného pralesa. Nejvíce druhů se během jednoho dne hlasově projevovalo začátkem období sucha (listopad-leden), poté zpěvní aktivita postupně klesala s přibývajícemi srážkami. Tento postupný trend je následován prudkým propadem počtu hlasově se projevujících druhů ve vrcholném období dešťů (červenec-září). S dozníváním dešťů (zhruba od konce září) lze opět vysledovat prudký nárůst počtu zpívajících druhů. Velmi podobnou patrnost trendu vykazoval průběh počtu zpívajících druhů ve střední nadmořské výšce (submontánní les, 1100 m). V případě horského lesa (2200 m) se počet zpívajících druhů během roku příliš neměnil, chybí i prudký propad v období vrcholných dešťů.

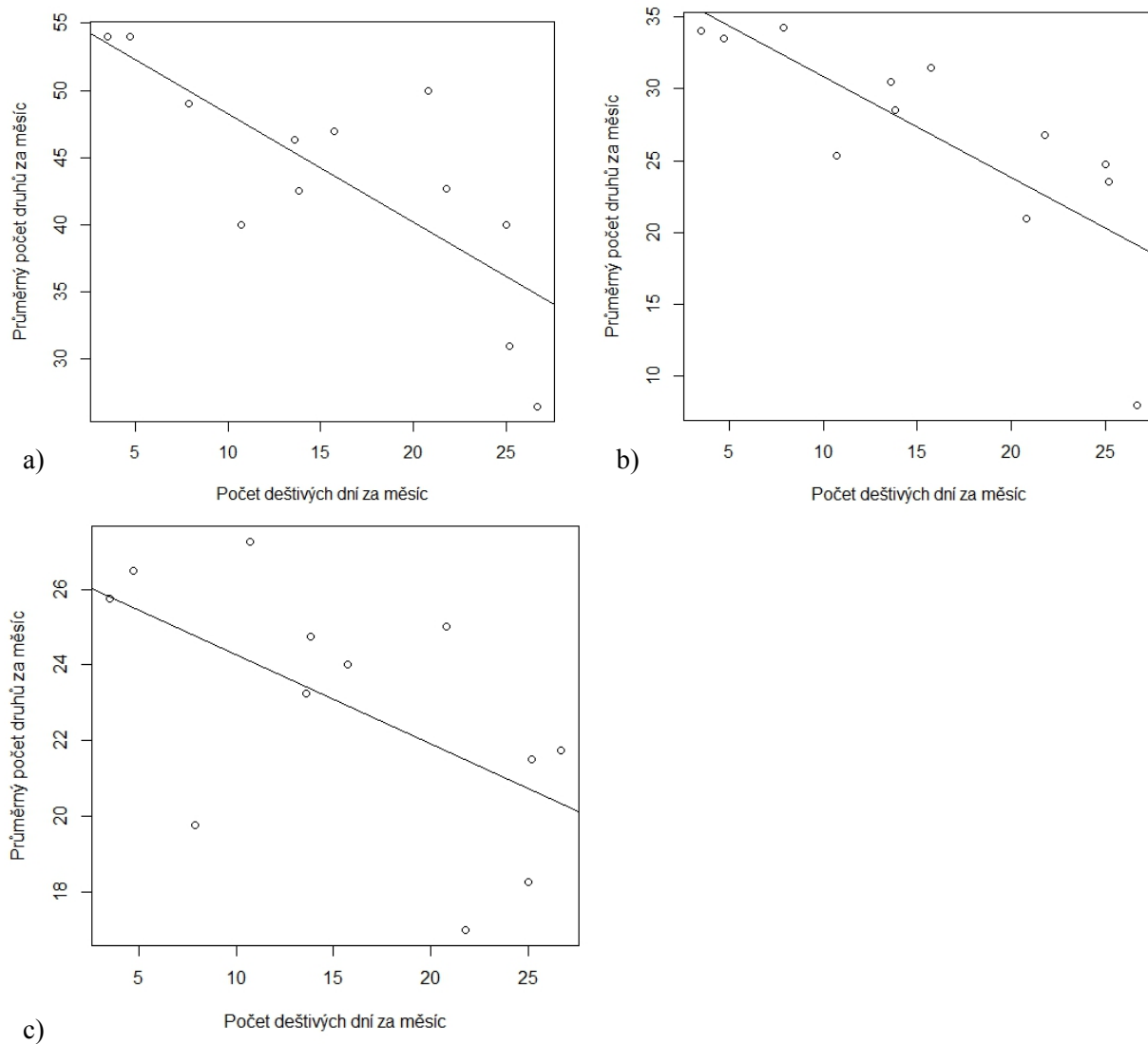


Obr. 19 – Casový průběh druhové bohatosti ozývajících se společenstva v průběhu roku pro tři nadmořské výšky - 350 m (černě), 1100 m (červeně) a 2200 m n. m. (zeleně). Body reprezentují průměrné počty druhů z jednotlivých songmeterů za den v příslušných nadmořských výškách. Křivky znázorňují trendy v datech fitované pomocí „locally weighted regression“ (funkce LOESS). Sloupce znázorňují množství srážek (mm) v daném měsíci.

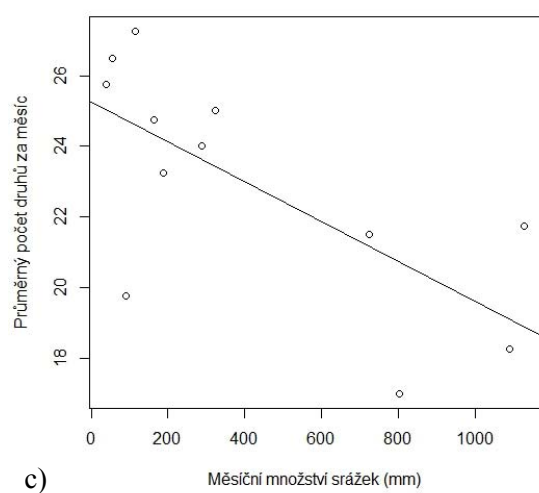
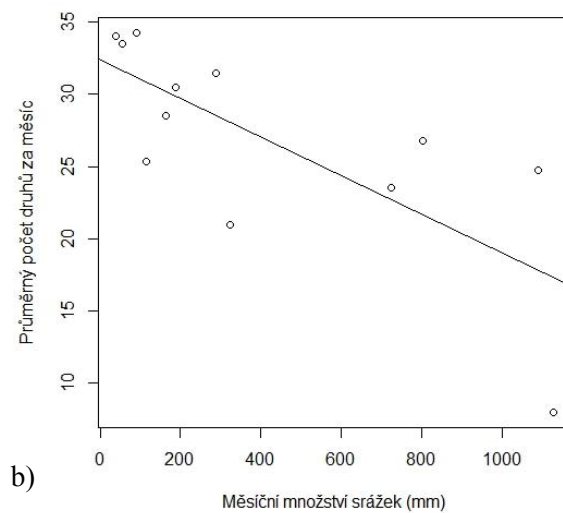
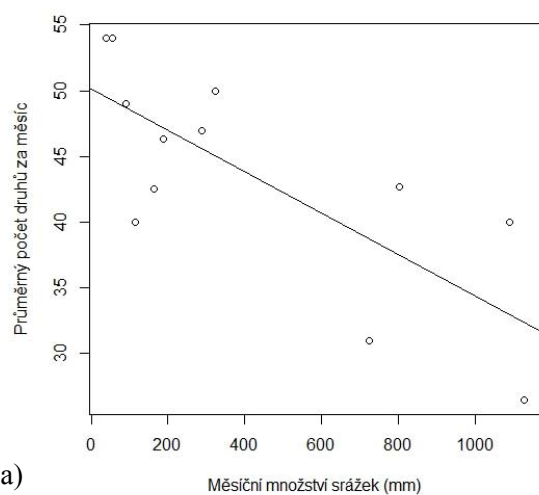
3.3.2. Souvislost počtu zpívajících druhů s environmentálními proměnnými

V dalším kroku jsem zkoumala závislost počtu vokalizujících druhů na podmínkách prostředí měnících se během roku - na průměrném počtu deštivých dní v měsíci, průměrném měsíčním množství srážek a na maximální teplotě naměřené v daném měsíci. Počet vokalizujících druhů byl brán jako průměrný počet druhů zaznamenaných za měsíc ze všech funkčních songmeterů v dané nadmořské výšce.

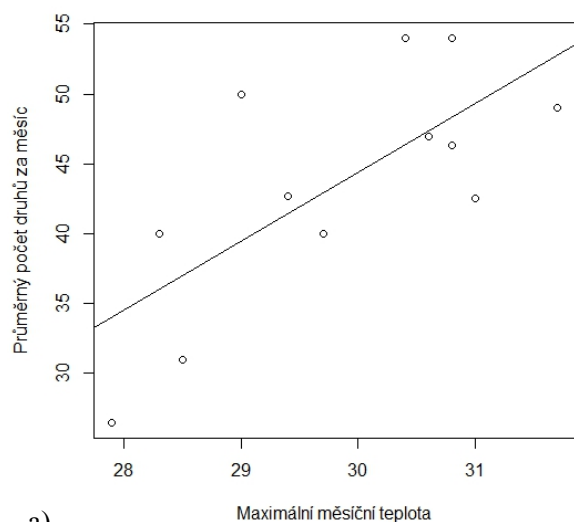
Ve všech nadmořských výškách jsem prokázala závislost počtu zpívajících druhů na počtu deštivých dní a na množství srážek. S rostoucím počtem deštivých dní v měsíci klesal počet vokalizujících druhů (nížinný les: $R^2 = 0,5584$, $n = 12$, $p = 0,003$, Obr. 20a; submontánní les: $R^2 = 0,5644$, $n = 12$, $p = 0,002$, Obr. 20b; horský les: $R^2 = 0,2705$, $n = 12$, $p = 0,0479$, Obr. 20c). Podobnou negativní závislost jsem prokázala také pro měsíční úhrn srážek (nížinný les: $R^2 = 0,5304$, $n = 12$, $p = 0,004$, Obr. 21a; submontánní les: $R^2 = 0,499$, $n = 12$, $p = 0,006$, Obr. 21b; horský les: $R^2 = 0,4312$, $n = 12$, $p = 0,01213$, Obr. 21c). Naopak s rostoucí maximální měsíční teplotou počet zpívajících druhů rostl. Tato závislost byla ovšem statisticky průkazná pouze pro nížinný les a les středních nadmořských výšek (nížinný les: $R^2 = 0,4601$, $n = 12$, $p = 0,009$, Obr. 22a; submontánní les: $R^2 = 0,6687$, $n = 12$, $p = 0,0007$, Obr. 22b). V případě horského lesa jsem statisticky průkaznou závislost nenašla ($R^2 = 0,01076$, $n = 12$, $p = 0,3149$, Obr. 22c).



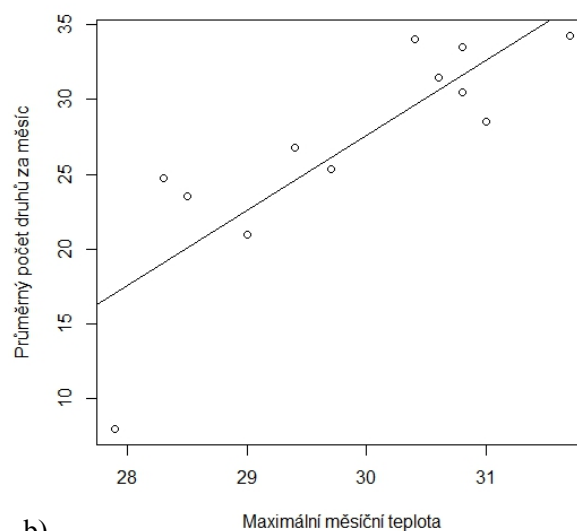
Obr. 20 – Závislost průměrného počtu (z dostupných songmeterů) zpívajících druhů za měsíc na počtu deštivých dní v měsíci - a) v nížinném lese ($R^2 = 0,5584$, $p = 0,003$), b) submontánním lese ($R^2 = 0,5644$, $p = 0,002$) a c) v horském lese ($R^2 = 0,2705$, $p = 0,0479$).



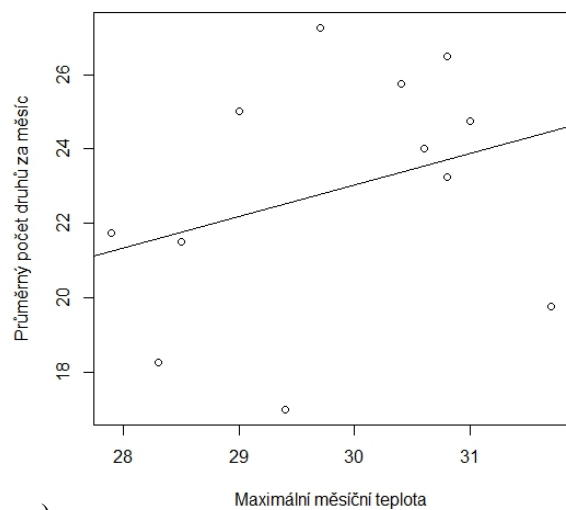
Obr. 21 – Závislost průměrného počtu (z dostupných songmeterů) zpívajících druhů za měsíc na měsíčním úhrnu srážek - a) v nížinném lese ($R^2 = 0,5304$, $p = 0,004$), b) submontánním lese ($R^2 = 0,499$, $p = 0,006$) a c) v horském lese ($R^2 = 0,4312$, $p = 0,01213$).



a)



b)

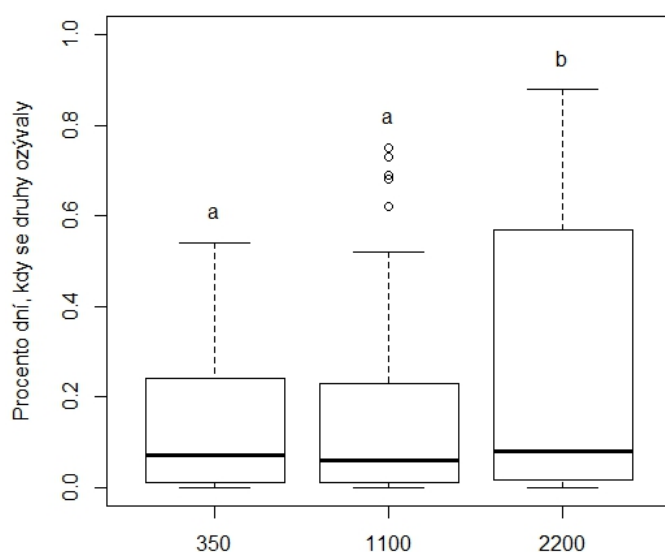


c)

Obr. 22 – Závislost průměrného počtu (z dostupných songmeterů) zpívajících druhů za měsíc na maximální měsíční teplotě - a) v nížinném lese ($R^2 = 0,4601$, $p = 0,009$), b) submontánním lese ($R^2 = 0,6687$, $p = 0,0007$) a c) v horském lese ($R^2 = 0,01076$, $p = 0,3149$).

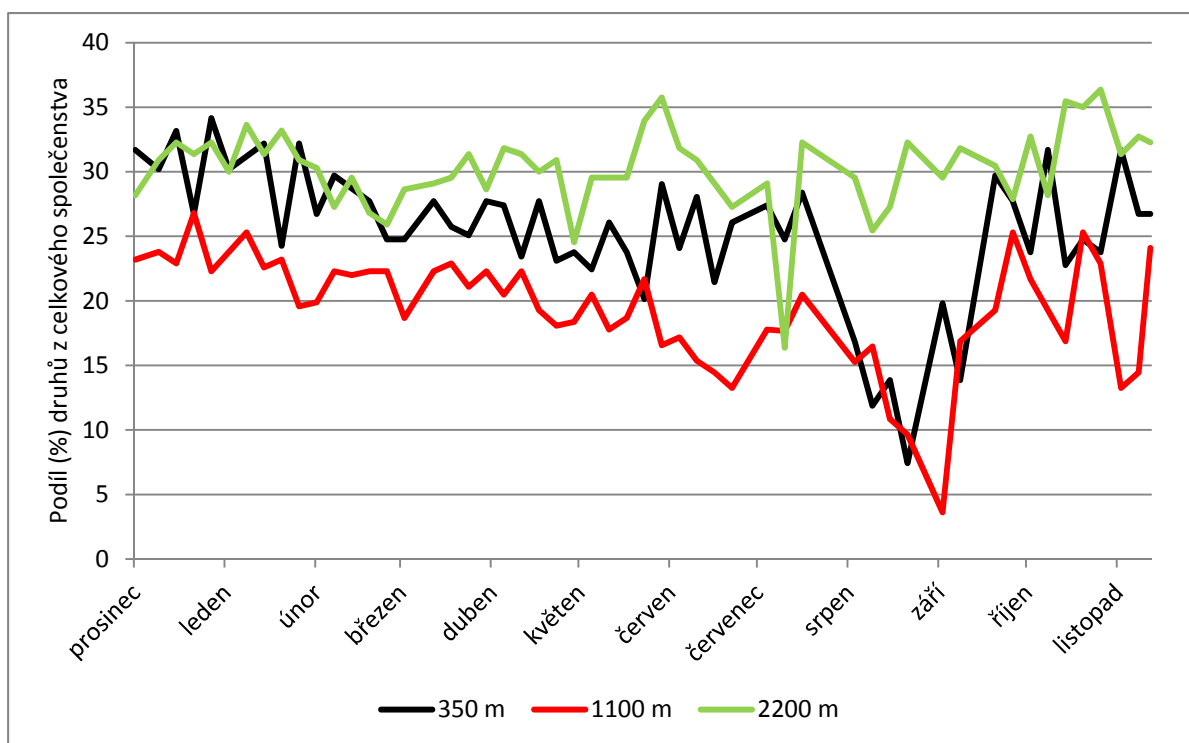
3.3.3. Míra zpěvní aktivity společenstev během roku

V horském lese jsem sice ve všech sledovaných časových úsecích zaznamenala nejméně vokalizujících druhů, jednotlivé druhy se zde ovšem v průměru ozývaly po větší část roku v porovnání s ptačími druhy v nížinném a submontánním lese (Obr. 23). Tento rozdíl byl statisticky průkazný (ANOVA, $F = 6,449$, $df = 2$, $p = 0,0019$) a statistickou odlišnost horského lesa prokázal i neparametrický Tukeyho post-hoc test (viz Obr. 23).



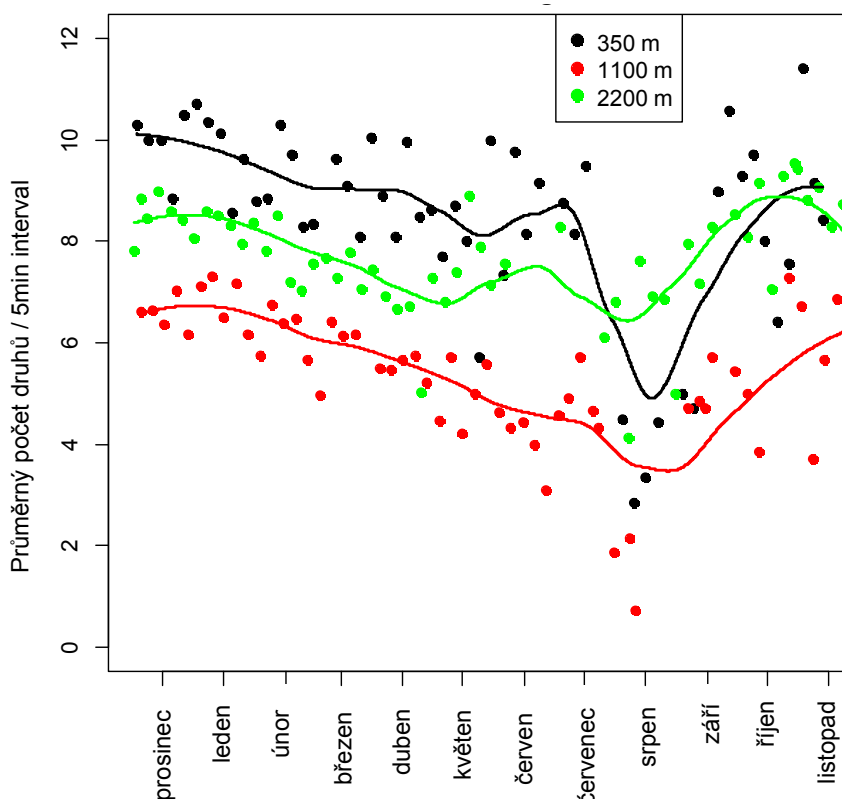
Obr. 23 – Poměr dnů z celého roku, po které byly poslechem nahrávek zaznamenány jednotlivé druhy v nížinném („350“), submontánním („1100“) a horském lese („2200“). Box-ploty zobrazují medián, mezikvartilové rozpětí a horní a dolní kvartil. Rozdílná písmena označují významné rozdíly mezi jednotlivými nadmořskými výškami (post hoc neparametrický Tukeyho test, $p < 0,05$).

Obr. 24 dále ukazuje, jaký podíl druhů z celkového společenstva (poměr druhů z celkového společenstva zjištěného za celý rok v dané nadmořské výšce) zpíval v průběhu roku, a to v jednotlivých nadmořských výškách. Téměř po celý rok se v nížinném lese hlasově projevuje v průměru větší podíl společenstva než v submontánním lese. Toto ovšem v nejvyšší míře platí pro horský les – zde se po celý rok hlasově projevoval největší podíl společenstva a nedocházelo ani k výrazným výkyvům v hlasové aktivitě v průběhu roku.



Obr. 24 – Podíl druhů z celkových společenstev, který se hlasově projevoval v průběhu roku. Znázorněn je průběh hlasové aktivity společenstev v nížinném (350 m, černě), submontánním (1100 m, červeně) a horském lese (2200 m n. m., zeleně).

Vlastní míru zpěvní aktivity společenstva v každé nadmořské výšce jsem stanovovala jako průměrný počet druhů ozývajících se během krátkých pětiminutových intervalů (průměr pro daný songmeter ze sedmi pětiminutovek a poté průměr přes songmetry v daný den). Podobně jako v případě počtu zpívajících druhů za den (viz Obr. 19) je ve všech třech nadmořských výškách patrný pokles zpěvní aktivity společenstva zejména na přelomu června a července, tedy se začátkem období dešťů (Obr. 25). V průběhu září a října, kdy se snižuje množství srážek, zpěvní aktivita společenstva opět narůstá. Nejvýrazněji se zpěvní aktivita v průběhu roku mění v nížinném lese (350 m n. m.). V horském lese je tento pokles minimální, ale přesto stále viditelný. Podobně jako u předchozích analýz, i zde se potvrzuje celkově vyšší hlasová aktivita společenstva horského lesa, v krátkých pětiminutových intervalech se zde v průměru ozývalo více druhů než v submontánním lese, a to v podstatě během celého roku. Ve vrcholném období dešťů je hlasová aktivita ptáků horského lesa dokonce vyšší než v nížině.

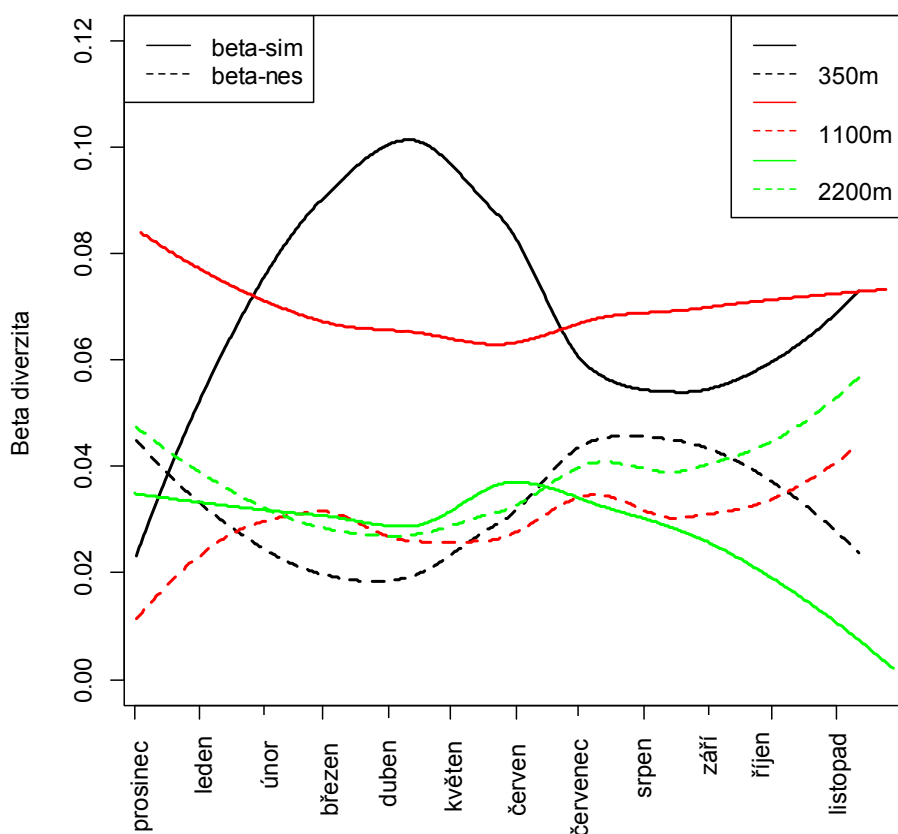


Obr. 25 – Sezónní průběh hlasové aktivity společenstva (průměrný počet druhů zaznamenaný čtyřmi songmetry v průběhu jednoho pětiminutového intervalu v daném dnu) ve třech nadmořských výškách - 350 m (černě), 1100 m (červeně) a 2200 m n. m. (zeleně). Body reprezentují průměrné počty druhů z jednotlivých songmeterů za den v příslušných nadmořských výškách. Křivky znázorňují trendy v datech fitované pomocí „locally weighted regression“ (funkce LOESS).

3.3.4. Časová obměna zpívajících společenstev během roku

Následující graf (Obr. 26) demonstruje změnu druhového složení (betadiverzitu) zpěvních společenstev v průběhu roku. Jako dvě složky beta-diverzity jsou zde znázorněny čistý druhový obrat („beta-sim“) mezi po sobě jdoucími třemi dny (triplety) a „nestedness“ („beta-nes“), tedy složka odrážející změnu v počtu stejných druhů mezi jednotlivými triplety. V případě nížinného lesa (350 m n. m.) je patrný výrazný nárůst druhového obratu (beta-sim) od prosince do druhé poloviny dubna, kdy vrcholí. V té době nastává prudký nárůst srážkových úhrnů a střídá se období sucha s obdobím dešťů. Po tomto vrcholu míra druhové výměny opět klesá přibližně do září, tedy do konce období dešťů. Poté pozorujeme další nárůst druhového obratu. Naprosto opačný trend v této nadmořské výšce vykazuje míra „nestedness“. Její hlavní příspěvek je znatelný ve vrcholném období dešťů, kdy dochází k úbytku zpívajících druhů spíše než k čistému druhovému obratu. V případě submontánního

lesa nepozorujeme výrazné změny v druhovém obratu (beta sim) i „nestedness“ během roku. Celkový příspěvek čistého druhového obratu (beta-sim) je ovšem v průběhu celého roku konzistentně vyšší než příspěvek „nestedness“. V horském lese (2200 m n. m.) je potom celková míra betadiverzity v porovnání s ostatními nadmořskými výškami nejnížší, což platí především pro čistý druhový obrat (beta-sim). Nedochází ani k výraznějším sezónním výkyvům v obou složkách betadiverzity.



Obr. 26 – Sezónní průběh betadiverzity zpěvních společenstev ve třech nadmořských výškách - 350 m (černě), 1100 m (červeně) a 2200 m n. m. (zeleně). „Beta-sim“ – čistý druhový obrat mezi po sobě jdoucími třemi dny (triplety), „beta-nes“ („nestedness“) – změna daná rozdílem v počtu stejných druhů mezi jednotlivými triplety.

3.4. Zpěvní aktivita vybraných druhů

Následující grafy ukazují roční průběh zpěvní aktivity vybraných druhů ptáků ze třech nadmořských výšek – z nížinného (Obr. 27), submontánního (Obr. 28) a horského lesa (Obr. 29). Míra zpěvní aktivity jednotlivých druhů byla stanovena jako počet pětiminutových záznamů během dne (max. 7), ve kterých byl daný druh zaznamenán (průměr z dostupných songmeterů). Soustředila jsem se na porovnání hlasové aktivity druhů z různých potravních guild.

Zpěvní aktivita zástupců druhově nejpočetnější potravní guildy, tedy insektivorů sbírajících hmyz na listech („*foliage gleaners*“), ve všech nadmořských výškách s rostoucím množstvím srážek poměrně výrazně klesala. Tento pokles je postupný s přibývajícemi srážkami zhruba od února do května, následovaný výrazným propadem aktivity během vrcholu období dešťů. Tuto patrnost sezónního průběhu zpěvní aktivity můžeme vysledovat u pěničáka žlutozeleného (*Macrosphenus flavicans*) v nížinném lese (Obr. 27), v submontánním lese u budníčka černohlavého (*Phylloscopus herberti*) a ťuhýkovce černošedého (*Laniarius poensis*) (Obr. 28), v horském lese pak u ťuhýkovce žlutobřichého (*Laniarius atroflavus*) a prinie zelenohřbeté (*Urolais epichlora*) (Obr. 29). V případě submontánního lesa jsem u tohoto druhu zaznamenala celkově o trochu vyšší hlasovou aktivitu s menšími sezónními výkyvy (Obr. 28).

Velmi podobný průběh hlasové aktivity můžeme vysledovat i u bulbulců z r. *Phyllastrephus*, jejichž značnou část potravy tvoří hmyz, lovený právě technikou „*foliage gleaning*“. Potrava je doplněna v různé míře plody – jedná se tedy v mém pojetí o generalistické frugivory. V případě bulbulce žlutavého (*Phyllastrephus icterinus*) z nížinného lesa (Obr. 27) je možné vysledovat maximum zpěvní aktivity začátkem období sucha, následovaný postupným poklesem. Ten ale není následován prudkým poklesem během vrcholného období dešťů. V případě bulbulce šedohlavého (*Phyllastrephus poliocephalus*) ze submontánního lesa se jedná o naprosto ukázkovou negativní souvislost zpěvní aktivity s přibývajícemi srážkami (Obr. 28).

Obdobný průběh hlasové aktivity jako u „*foliage gleaners*“ můžeme vysledovat i u insektivorů lovících potravu větší měrou ve vzduchu („*flycatchers*“). V nížinném lese to platí pro lejskovce rudobřichého (*Terpsiphone rufiventer*, Obr. 27). Zpěvní aktivita lesknáčka žlutobřichého (*Dyaphorophya concreta*) v submontánním lese (Obr. 28) byla po celý rok relativně nízká, přesto vidíme pokles s narůstajícím množstvím srážek a následný nárůst

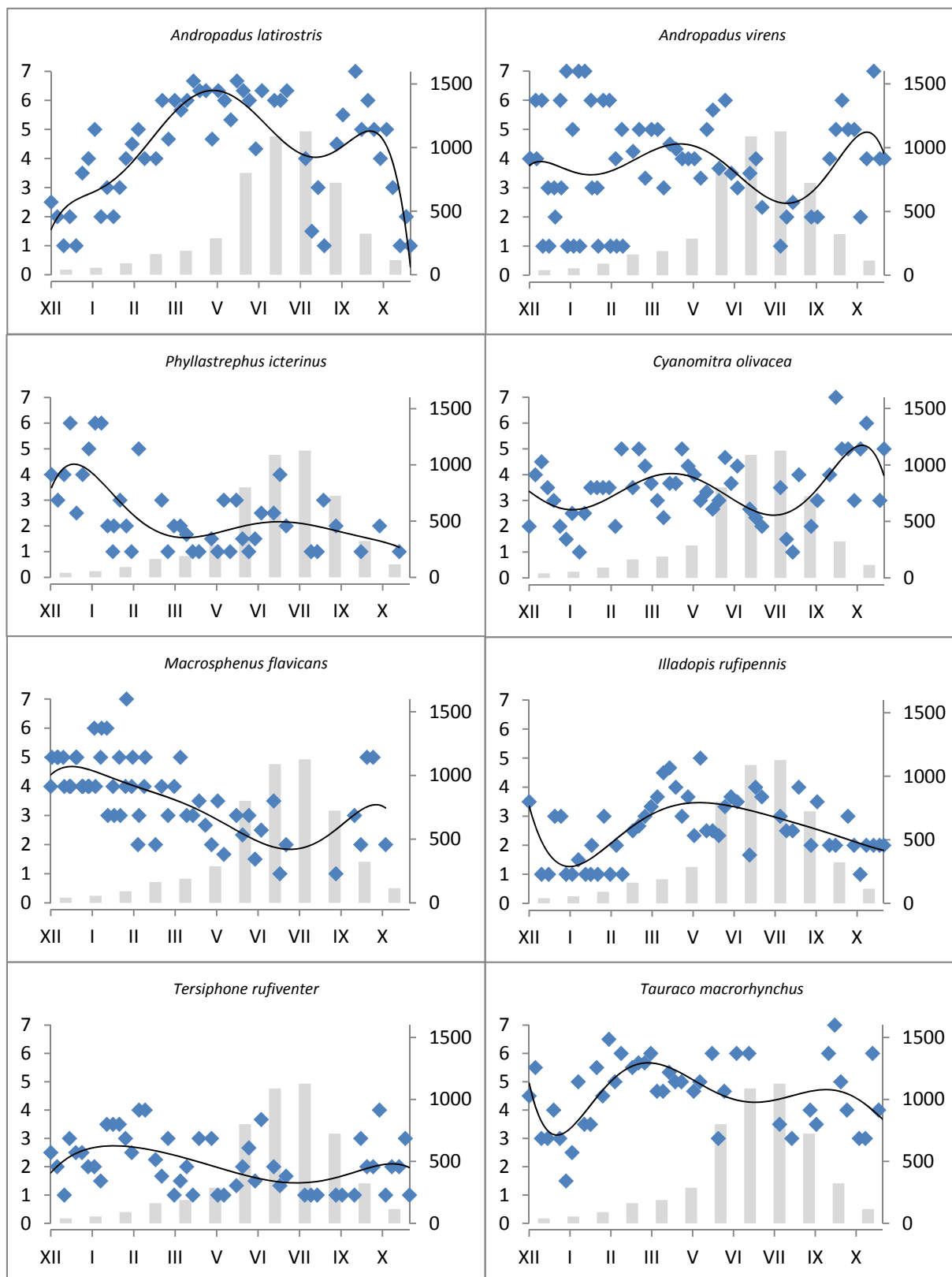
v průběhu září, po skončení vrcholných dešťů. Pokles zpěvní aktivity s přibývajícemi dešti lze vysledovat také u lesknáčka rudobrého (*Platysteira cyanea*) v horském lese (Obr. 29).

Úplně opačný trend zpěvní aktivity jsem zjistila u druhů z potravní guildy insektivorů sbírajících potravu na zemi („*ground searchers*“). Jejich zpěvní aktivita rostla v průběhu roku s rostoucím množstvím srážek. Platilo to pro všechny druhy napříč nadmořskými výškami (Obr. 27-29). V případě nížinné timálie světlehrdlé (*Illadopsis rufipennis*) a timálie šedoprse (*Kakamega poliothorax*) ze submontánního lesa rostla zpěvní aktivita od ledna zhruba do dubna až května, poté opět postupně klesala. Neprojevilo se ovšem drastický pokles zpěvní aktivity během vrcholu období dešťů, který jsem pozorovala u předchozích druhů. V případě drozdíka horského (*Cossypha isabellae*) obývajícího horský les spadá vrchol zpěvní aktivity přímo do nejdeštivějších týdnů v roce.

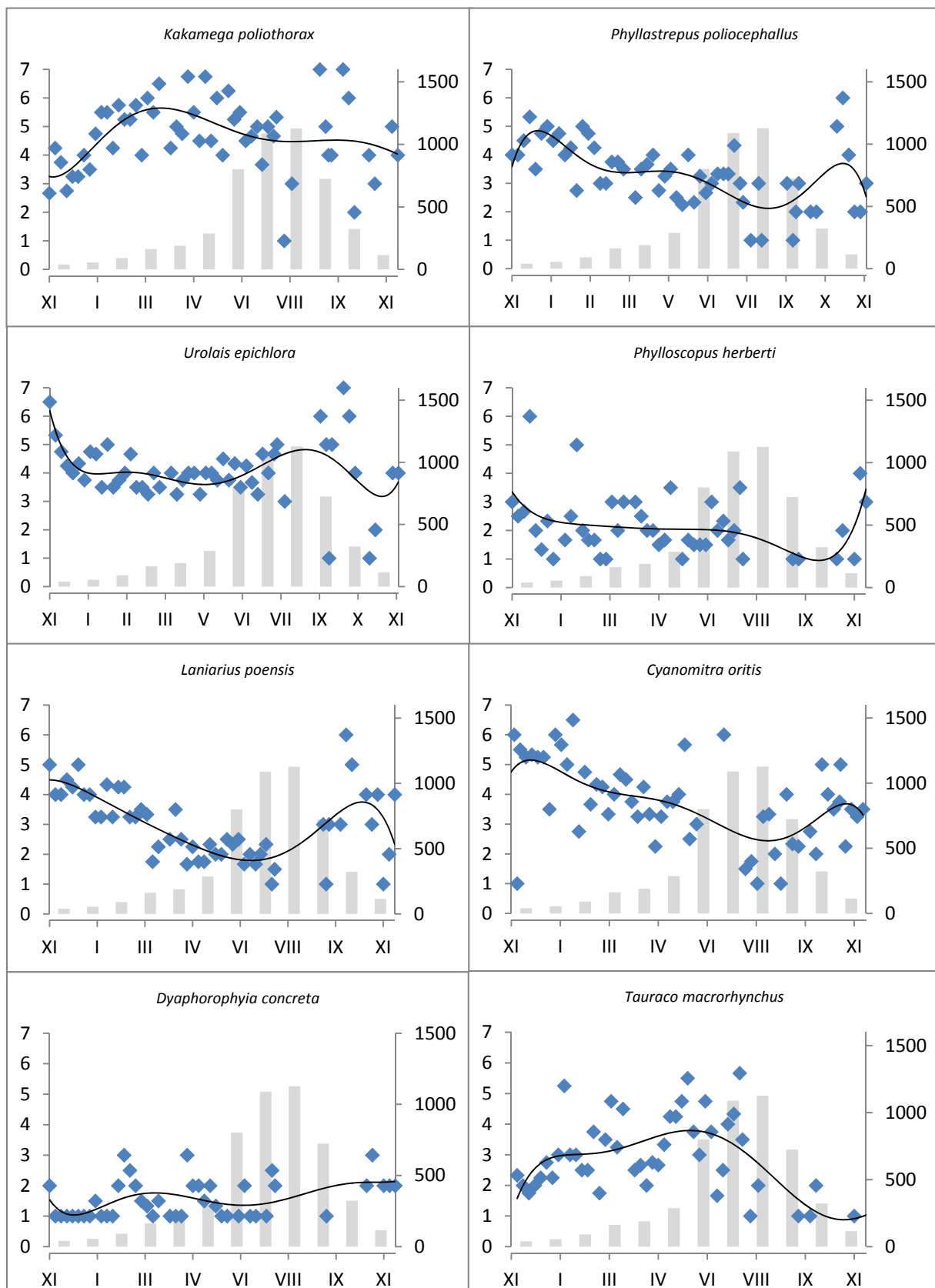
U většiny druhů specializovaných frugivorů lze vysledovat poněkud složitější průběh hlasové aktivity během roku - zpěvní aktivita postupně roste (nebo je stabilní) s přibývajícemi srážkami, během silných dešťů je ovšem patrný pokles aktivity. V případě nížinného pralesa se jedná se o bulbula žlutovousého (*Andropadus latirostris*), bulbula malého (*Andropadus virens*) a turaka žlutozobého (*Tauraco macrorhynchus*) (Obr. 27). V submontánním lese (Obr. 28) to byl opět turako žlutozobý (*Tauraco macrorhynchus*) a v horském lese bulbul horský (*Andropadus tephrolaemus*). V jeho případě není propad hlasové aktivity během vrcholu období dešťů příliš patrný.

Jediným zde prezentovaným druhem, v jehož potravě převažují semena, doplněná o plody je stehlíkovec oranžovozobý (*Linurgus olivaceus*). V jeho případě je patrné, že výraznější hlasová aktivita je orientována do období sucha (Obr. 29).

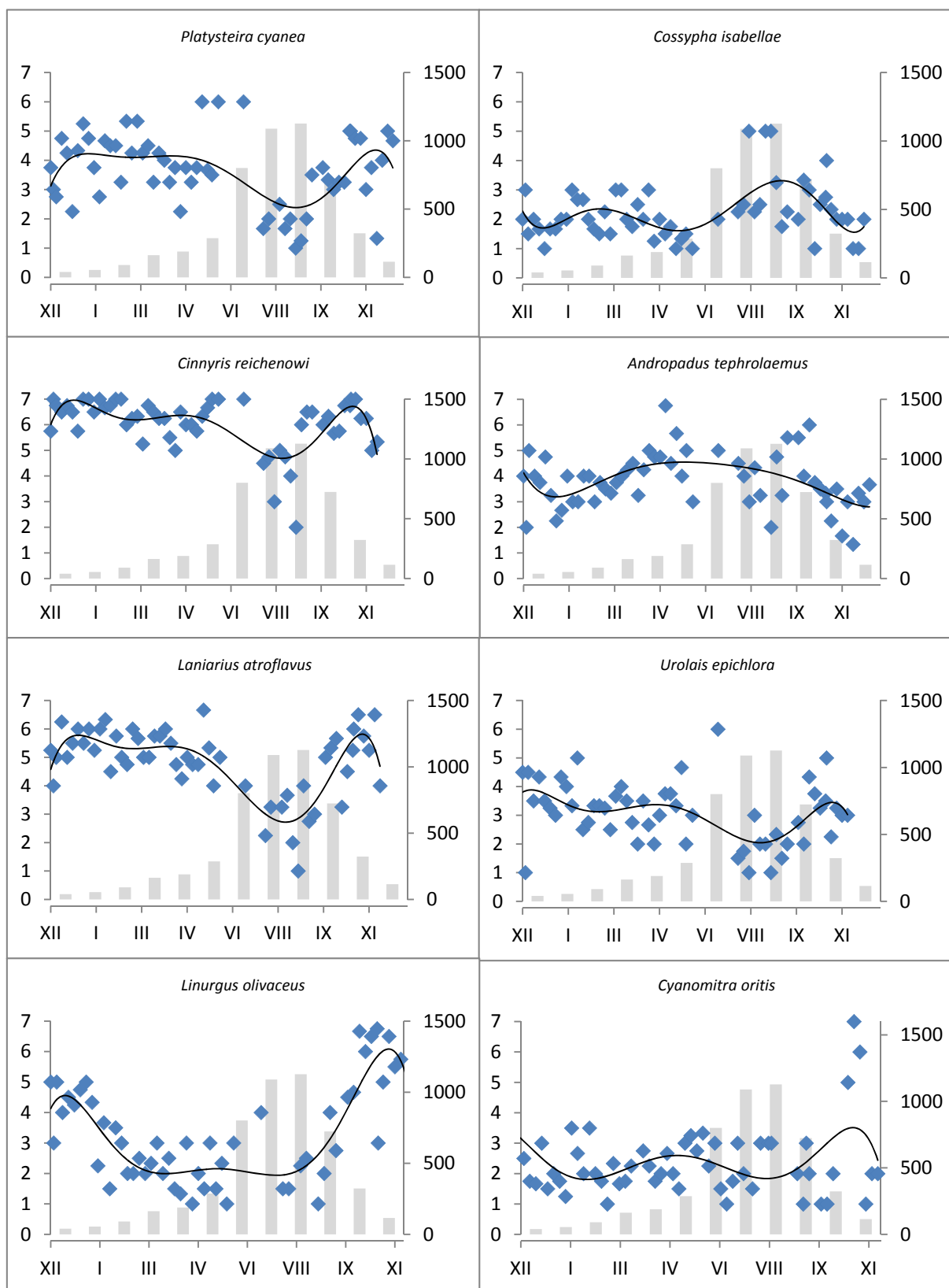
Poslední sledovanou potravní guildou byli nektarivoři, a to jak specializovaní (nektar je dominantní složkou potravy) tak generalističtí (výraznou složkou potravy je hmyz). Jedná se obecně o hlasově aktivní druhy. Pro specializovaného nektarivora strdimila severního (*Cinnyris reichenowi*), který se vyskytuje v horském lese je charakteristická vysoká a víceméně stabilní zpěvní aktivita, s patrným propadem aktivity během vrcholících dešťů (Obr. 29). V podstatě obdobný průběh hlasové aktivity byl patrný u nektarivorů generalistů reprezentovaných strdimilem olivovým (*Cyanomitra olivacea*) (Obr. 27) v nížinném lese a strdimilem kamerunským (*Cyanomitra oritis*) v obou vyšších nadmořských výškách (Obr. 28 a 29).



Obr. 27 – Roční průběhy míry zpěvní aktivity (průměrný počet pětiminutových záznamů během dne, ve kterých byl daný druh zaznamenán) v nížinném lese (350 m n. m.) na Kamerunské hoře pro vybrané druhy – bulbul žlutovousý (*Andropadus latirostris*), bulbul malý (*Andropadus virens*), bulbulec žlutavý (*Phyllastrephus icterinus*), strdimil olivový (*Cyanomitra olivacea*), lejskovec rudobřichý (*Tersiphone rufiventer*), timálie světlehrdlá (*Illadopsis rufipennis*), pěňčák žlutozelený (*Macrosphenus flavicans*) a turako žlutozobý (*Tauraco macrorhynchus*). Čísla na hlavní ose znázorňují měsíce v roce, hlavní osa y uvádí průměrný počet pětiminutových záznamů, vedlejší osa y znázorňuje množství srážek (mm). Znázorněné trendy byly vyhlazené pomocí polynomické funkce.



Obr. 28 – Roční průběhy míry zpěvní aktivity (průměrný počet pětiminutových záznamů během dne, ve kterých byl daný druh zaznamenán) v submontánním lese (1100 m n. m.) na Kamerunské hoře pro vybrané druhy - tímálie šedoprsá (*Kakamega poliothorax*), bulbulec šedohlavý (*Phyllastrepus poliocephalus*), prinie zelenohřbetá (*Urolais epichlora*), budníček černohlavý (*Phylloscopus herberti*), ťuhýkovec černošklý (*Laniarius poensis*), strdimil kamerunský (*Cyanomitra oritis*), lesknáček žlutobřichý (*Dyaphorophya concreta*) a turako žlutozobý (*Tauraco macrorhynchus*). Čísla na hlavní ose znázorňují měsíce v roce, hlavní osa y uvádí počet pětiminutových záznamů, vedlejší osa y znázorňuje množství srážek (mm). Znárodněné trendy byly vyhlazené pomocí polynomické funkce.



Obr. 29 – Roční průběhy míry zpěvné aktivity (průměrný počet pětiminutových záznamů během dne, ve kterých byl daný druh zaznamenán) v horském lese (2200 m n. m.) na Kamerunské hoře pro vybrané druhy – lesknáček rudobrvý (*Platysteira cyanea*), drozdík horský (*Cossypha isabellae*), strdimil severní (*Cinnyris reichenowi*), bulbul horský (*Andropadus tephrolaemus*), ťuhýkovec žlutoprsý (*Laniarius atroflavus*), prinie zelenohřbetá (*Urolais epichlora*), stehlíkovec oranžovozobý (*Linurgus olivaceus*) a strdimil kamerunský (*Cyanomitra oritis*). Čísla na hlavní ose znázorňují měsíce v roce, hlavní osa y uvádí počet pětiminutových záznamů, vedlejší osa y znázorňuje množství srážek (mm). Znázorněné trendy byly vyhlazené pomocí polynomické funkce.

4. Diskuze

Období rozmnožování a hnízdění je pro ptáky energeticky velmi náročné (Bryant 1988), proto bývá načasováno tak, aby odpovídalo období největší dostupnosti potravy. Dlouho převládal názor, že toto je pravda pouze pro druhy hnízdící v temperátních oblastech, kdežto tropické druhy mají potravy dostatek po celý rok a mohou tudíž hnízdit asezónně. V relativním srovnání s mírným pásmem jsou tropy opravdu stabilnějším prostředím, zejména co se týče ročního průběhu teplot, v rozložení srážek během roku ale často zaznamenáváme velké rozdíly (Wikelski *et al.* 2000, David *et al.* 2012). Různé množství srážek během roku ovlivňuje jak fenologii rostlin, tedy olistění, množství květů a plodů, tak i abundanci hmyzu, čímž je ovlivněna i dostupnost potravy pro ptáky. Určité skupiny ptáků, především různé potravní guildy, mohou i v tropickém prostředí hnízdit sezónně. Období rozmnožování je načasováno tak, aby korelovalo s větší dostupností potravy a byla tak větší pravděpodobnost úspěšného vyhnízdění (Stouffer *et al.* 2013). Sezonalitu hnízdění dokládají už mnohé studie z různých tropických oblastí (například Chapman 1995, Wikelski *et al.* 2000, Hau 2001, Johnson *et al.* 2012, Stouffer *et al.* 2013), jedná se však spíše o první vhledy z různých biogeografických oblastí a biomů. Studie z afrotropické oblasti dosud zastupují pouze některé starší práce shrnující spíše nahodilé záznamy o hnízdění některých druhů nebo sledující nepřímé indikátory hnízdění (Moreau 1950, Eisentraut 1963, Serle 1981, Tye 1992) a recentní práce ze savan Sahelové zóny (Cox *et al.* 2013).

Také u zpěvní aktivity tropických ptáků dlouho nebyla předpokládána žádná sezonalita, a to jak ve zpěvní aktivitě jednotlivých druhů, tak u celého společenstva. U temperátních druhů zpívají téměř výhradně samci (Langmore 1998) a zpěvy slouží zejména jako ukazatel kvality samce při pohlavním výběru (Slabberkoorn a Smith 2002) a k obraně teritorií (Fedy a Stutchbury 2005). Naproti tomu u tropických druhů někdy zpívají nebo se jinak ozývají i samice a k obraně teritorií mohou sloužit také duetové zpěvy (Grafe a Bitz 2004). Podle všeobecného předpokladu se druhy v mírném pásmu ozývají především během období hnízdění (přesněji řečeno aktivita vrcholí těsně před ním), kdežto v tropech ptáci zpívají po celý rok, což by mohlo být spojeno s celoroční obranou teritorií (Fedy a Stutchbury 2005, Topp a Mennill 2008). Poslední dobou se ovšem objevují studie dokládající, že také v tropickém lese je zpěvní aktivita některých druhů vyšší během hnízdního období a mimo toto období druhy zpívají minimálně (Stutchbury *et al.* 1998, Chiver *et al.* 2015). O zpěvní aktivitě celého společenstva ptáků v jakémkoliv tropickém biomu dosud žádné práce publikovány nebyly.

4.1. Limity práce

Pro stanovení hnízdní aktivity ptáků tropického deštného lesa jsem využila nepřímé indikátory hnízdění u odchycených jedinců. Přestože data o přítomnosti hnízdních nažin a spermií a o výskytu juvenilních jedinců v populaci ukazují výrazné odlišnosti v míře hnízdní aktivity mezi jednotlivými guildami, při interpretaci výsledků je nutno mít na paměti určitá metodická omezení.

Za prvé jsem v datech pozorovala meziroční variabilitu v míře hnízdní aktivity, a to i v rámci stejných potravních guild. Tato variabilita může být způsobena několika různými faktory. Ve své práci vycházím pouze z dlouhodobých srážkových průměrů (navíc z jiného období), kdežto rozložení srážek v průběhu roku se mohlo v konkrétních letech lišit a mohl tak být posunut i nástup jednotlivých období dešťů a sucha.

Měnící se dostupnost potravy v různých obdobích jsem odvozovala z dostupných studií v podobných oblastech (například Briggs a Knapp 1995, Robinson *et al.* 2000, Carpenter *et al.* 2003, David *et al.* 2012), ale z Kamerunské hory tato data chybí. Pro lepší určení souvislosti načasování hnízdního období s dostupností potravy by bylo zapotřebí znát dostupnost potravy v konkrétním místě a roce.

Vzhledem k tomu, že hnízdní sezóny různých druhů i v rámci jedné potravní guildy mohou lišit, rozdíly mezi jednotlivými roky může ovlivňovat také druhová bohatost a složení konkrétně odchycených zástupců jednotlivých potravních guild. Zatímco některé guildy jsou tvořeny několika málo druhy (například specializovaní nektarivoři), jiné jsou druhově velmi početné (insektivoři sbírající potravu na zemi, generalističtí frugivoři) a jejich zastoupení ve vzorcích se liší.

Míru hnízdní aktivity jsem určovala podle nepřímých indikátorů, jakými je přítomnost hnízdních nažin, přítomnost spermií a výskyt juvenilních jedinců. Jelikož většina druhů není pohlavně dimorfních, do poměrů tak jsou započítáni všichni jedinci, tedy dospělí samci a samice. V případě hnízdních nažin to jsou tedy i neinkubující jedinci, kteří hnízdní nažiny netvoří. U mnoha druhů ale není známo, které pohlavní inkubuje. Zároveň může být v době inkubace menší pravděpodobnost odchyty právě inkubujících jedinců (Stouffer *et al.* 2013). V jednotlivých obdobích se proto, nebo čistě náhodou mohl poměr pohlaví v odchycích vychylovat. V poměrech spermií jsou, až na nektarivory, v rámci které jsou druhy pohlavně dimorfní, do poměrů započítány i samice. Skutečná míra hnízdní aktivity většiny potravních

guild je tak větší, než jak ukazují poměry hnízdních nažin a spermií. Ovšem předpokládám, že zkreslení je u všech skupin přibližně stejné. Hnízdní nažiny byly také určovány různými pozorovateli a určení stadia vývoje nažiny mohlo být do určité míry subjektivní. Proto jsem uvažovala pouze přítomnost či nepřítomnost hnízdní nažiny, přičemž jsem nebrala v úvahu její stadium vývoje. V poměrech se tedy mohli vyskytovat jedinci jak se začínající, tak s končící hnízdní nažinou. Hnízdní sezóny tropických ptáků jsou oproti mírnému pásmu prodloužené a mohou trvat i šest měsíců (Johnson *et al.* 2012), v průběhu jedné hnízdní sezóny je tedy pravděpodobné, že zatímco někteří jedinci teprve začínají hnízdit, jiní už končí.

K dispozici mám porovnání dat pouze ze tří období a nelze proto určit průběh hnízdní aktivity po zbytek roku, nemohu ani vyloučit celoroční hnízdní aktivitu. Ve své práci jsem se ale zaměřila na relativní srovnání hnízdní aktivity různých potravních guild v daných obdobích. Data jasně ukazují, že míra hnízdní aktivity se v různých obdobích liší mezi jednotlivými potravními guildami.

4.2. Hnízdní aktivita potravních guild v různých obdobích

V první části své diplomové práce jsem se zaměřila na sezonalitu hnízdní aktivity ptáků na Kamerunské hoře. Za předpokladu, že načasování hnízdění u různých skupin ptáků závisí na dostupnosti daného typu potravy, jsem testovala rozdíly v míře hnízdní aktivity různých potravních guild ve třech různých obdobích (začátek období dešťů, období dešťů, začátek období sucha) a v různých nadmořských výškách – v nížinném, submontánním a horském lese. Podmínky prostředí se výrazně mění podél elevačního gradientu, proto jsem zkoumala také odlišnosti v míře hnízdní aktivity jednotlivých potravních guild mezi jednotlivými nadmořskými výškami.

Z výsledků je patrné, že existují rozdíly v míře hnízdní aktivity jednotlivých potravních guild v různých obdobích. Oproti předpokladům se neprokázal rozdíl v míře hnízdní aktivity jednotlivých potravních guild v různých nadmořských výškách. Pro porovnání různých nadmořských výšek mám ovšem k dispozici data pouze z listopadu, tedy z přelomu období dešťů a sucha. Pro porovnání sezonality hnízdní aktivity v různých nadmořských výškách by bylo zapotřebí záznamů hnízdní aktivity z průběhu celého roku. Některé studie (například Serle 1981, Tye 1992, Fotso 1996) uvádějí, že většina horských druhů preferují na rozdíl od

druhů v nížinném lese ke hnízdění období sucha. Je možné, že v různých nadmořských výškách je reprodukční úsilí jednotlivých guild v průběhu roku rozděleno jinak, ale data z jednoho měsíce tyto rozdíly nepostihují.

S rostoucí nadmořskou výškou se měnilo především zastoupení a početnost jednotlivých potravních guild. Některé potravní guildy najdeme ve všech nadmořských výškách. Takovou velmi početnou guildou byli insektivoři hledající potravu na zemi („*ground searchers*“). Jiné strategie, jako insektivoři lovící ve vzduchu („*flycatchers*“) byli také odchyceni ve všech nadmořských výškách, ovšem vždy ve velmi malých počtech. Je možné, že tyto druhy pohybující se spíše ve vyšších patrech lesa budou méně pravděpodobně odchyceni do odchytových sítí v porovnání s druhy, které se pohybují blíže u země. Také skupina insektivorů živících se doplňkově plody (frugivoři generalisté) se v odchycích téměř nevyskytovala nad 1100 m n. m., naopak ptáci, kteří sbírají hmyz z listů („*foliage gleaners*“) nebyli vůbec odchyceni v nížinném lese. Další skupinou odchycenou pouze v horském lese byli granivoři. Granivorní druhy bývají často vázány na otevřenější biotopy a bohatší bylinné patro (Pineda-Diez de Bonilla *et al.* 2012), které se na Kamerunské hoře vyskytují právě ve vyšších nadmořských výškách.

Významné rozdíly v míře hnízdní aktivity jednotlivých potravních guild jsem pozorovala ve většině období. Tyto rozdíly poukazují na rozdílné preference různých potravních guild pro načasování hnízdění. Jak bylo již dříve dokázáno (například Martin 1987, Daan *et al.* 1989, Poulin *et al.* 1992, Wikelski *et al.* 2003), rozdíly v dostupnosti jednotlivých typů potravy v průběhu roku jsou jedním z hlavních faktorů ovlivňujících načasování hnízdních aktivit tropických ptáků. Hnízdní sezóny určitých skupin ptáků, zejména potravních guild, mohou být více definované, než jak je tomu u jednotlivých čeledí (Serle 1981). Preference hnízdění v určitém období by tedy mohla být spojena s aktuální nabídkou potravy. Hnízdění by mělo být načasováno tak, aby pravděpodobnost úspěšného vyhnízdění byla co největší. Pro některé jedince by mohlo být výhodné hnízdit naopak mimo hlavní hnízdní sezonu, pokud nejsou omezeni velkým nedostatkem potravy. Takové načasování může snižovat kompetici. Pokud by hnízdili všichni jedinci najednou, mohlo by to mít následně negativní důsledek na přežívání mláďat (Cox *et al.* 2013).

Rozdíly v míře hnízdní aktivity různých potravních guild jsem testovala ve třech rozdílných obdobích – v březnu, začátkem období dešťů, v září, tedy v průběhu období dešťů a v listopadu, na přelomu období dešťů a sucha.

Začátek období dešťů - březen

Z března, tedy z konce období sucha, pocházejí odchyty pouze z nížinného lesa, nemohu tedy porovnat hnízdní aktivitu mezi jednotlivými nadmořskými výškami. Z nížinného lesa je však patrné, že v tomto období hnízdili nejvíce nektarivoři generalisté, tedy ti, u nichž tvoří nektar doplňkovou část potravy. Druhy v rámci této skupiny, zástupci čeledi strdimilovitých (strdimil olivový (*Cyanomitra olivacea*), strdimil kamerunský (*Cyanomitra oritis*), strdimil zelenohlavý (*Cyanomitra verticalis*), strdimil západoafrický (*Deleornis fraseri*), strdimil obojkový (*Hedydipna collaris*) jsou pohlavně dimorfní a vzorky na přítomnost spermií u nich byly odebírány pouze u samců. Výsledný poměr spermií je tedy u této skupiny nadhodnocený (resp. reálnější) oproti jiným skupinám. Ale i s přihlédnutím k této skutečnosti byla četnost spermií stále relativně vysoká. U této potravní strategie byla také četnost přítomnosti spermií vyšší než četnost výskytu hnízdních nažin. To naznačuje konec vrcholu hnízdní sezóny, kdy samci ještě produkují spermie, ale hnízdní nažiny u inkubujících jedinců už zarůstají. Nektar by měl být hojnější během období sucha, kdy většina rostlin rozkvétá (Serle 1981, Borghesio a Laiolo 2004), u těchto ptáků tvoří významnou součást potravy také hmyz, který je energeticky mnohem hodnotnější a nezbytný pro vývoj mláďat (Lamperti *et al.* 2014). Jak se ukázalo, nektarivoři generalisté hnízdili ve velké míře i v listopadu, na začátku období sucha. Je tedy možné, že nektarivoři hnízdí víckrát do roka v různých obdobích (Forbes *et al.* 2011), s výjimkou vrcholu období dešťů.

Míra hnízdní aktivity se v tomto období příliš nelišila u frugivorů generalistů, kteří využívají plody pouze jako doplňkovou složku potravy, a u insektivorů hledající potravu na zemi („ground searchers“). Hnízdili sice pravděpodobně více než specializovaní frugivoři, ale je vidět, že ani pro jednu z těchto potravních strategií není toto období pro hnízdění příliš preferované.

Frugivoři specialisté, u kterých plody tvoří hlavní složku potravy, hnízdili ze všech sledovaných skupin koncem období sucha nejméně a nejedná se tedy o hlavní sezónu hnízdění. U této potravní strategie byl častější výskyt spermií oproti hnízdním nažinám, je tedy možné, že zástupci této guildy v tuto dobu začínají hnízdit a hlavní hnízdní aktivita je soustředěna do první poloviny dešťů, kdy lze předpokládat nejhojnější výskyt plodů (Sakai *et al.* 1999, Bendix *et al.* 2006). Hnízdění frugivorních ptáků během první poloviny období dešťů dokumentoval v Kamerunu také Fotso (1996) na Mount Oku. Jeho studie byla založená na přímém pozorování hnízd. Přestože plody se jedná o specializované frugivory, pro které

jsou plody hlavní součástí potravy, během období hnízdění a vývoje mláďat může tvořit významnou složku potravy také hmyz, jelikož plody jsou relativně chudé na bílkoviny (Robbins 1993).

Období dešťů - září

Ze září, tedy z období dešťů odchyty pocházejí z nížinného a submontánního lesa. V obou nadmořských výškách jsem prokázala celkově nízkou míru hnízdní aktivity většiny guild s výjimkou insektivorů sbírajících potravu na zemi („*ground searchers*“). U nich jsem prokázala vysokou míru hnízdní aktivity i přes to, že se jednalo o odchty z různých let i nadmořských výšek a navíc různé taxony – nejčastěji lejskovití a drozdovití pěvci a timálie. Z nížinného lesa sice chybí záznamy o výskytu spermií, ale i tak je patrné, že v submontánním lese byla míra hnízdní aktivity o něco menší. Zvýšenou hnízdní aktivitu insektivorů sbírajících potravu na zemi během období dešťů pozoroval také Stouffer *et al.* (2013). Zmiňuje ji i Eisentraut (1963) na příkladu drozda afrického (*Turdus pelios*) a timálie šedoprsé (*Kakamega poliothorax*). Rovněž Karr (1976) zjistil v nedaleké Nigérii vrchol hnízdění drozda afrického v období dešťů. Souvislost s rostoucím množstvím srážek a zvyšující se abundancí pozemních druhů členovců byla prokázána v mnoha oblastech (například Robinson *et al.* 2000, Wikelski *et al.* 2000). Během období dešťů je tedy pravděpodobně hmyz a jiní bezobratlí v opadu hojnější a pro ptáky také dostupnější v porovnání s jiným obdobím. Jak v nížinném, tak submontánním lese byli u této potravní strategie koncem období dešťů odchyceni také juvenilní jedinci, což naznačuje, že hnízdní sezóna této guildy nastupuje již začátkem dešťů.

V nížinném ani v submontánním lese se v počtu juvenilů se ale neukázal významný rozdíl mezi jednotlivými potravními strategiemi. Jelikož není známo stáří odchycených mláďat, doba vylíhnutí juvenilů se může jak mezi jedinci, tak mezi jednotlivými potravními guildami lišit.

Oproti začátku období dešťů, kdy nektarivoři generalisté vykazovali ze všech potravních strategií nejvyšší míru hnízdní aktivity, v září byla jejich hnízdní aktivita minimální, a to jak v nížinném, tak v submontánním lese. To potvrzuje naši domněnku, že období dešťů je pro jejich hnízdění nepříznivé (viz výše). Méně hnízdili také frugivoři generalisté. U obou těchto potravních strategií tvoří významnou část potravy hmyz, který loví technikou „*foliage gleaning*“. Hmyz pohybující se ve vzduchu nebo na vegetaci může být silnými dešti negativně ovlivněn, a to jak jeho početnost, tak aktivita (Hilt *et al.* 2007). Silné deště mohou

představovat energetickou náročnost pro inkubující jedince i mláďata a pravděpodobně se takovému období pro hnízdění spíše vyhýbají.

Stejně tak měl nedostatek potravy a silné deště pravděpodobně negativní vliv také na hnízdní aktivitu insektivorů sbírajících hmyz na listech („*foliage gleaners*“). Během září byli zástupci této guildy odchyceni pouze v lese střední nadmořské výšky, kde byla jejich hnízdní aktivita minimální. Nejvíce byli pravděpodobně ovlivněni insektivory pohybující se ve vyšších patrech lesa, z nichž neměl hnízdní nažinu žádný z odchycených jedinců. Zajímavé je, že u insektivorů sbírajících hmyz z listů naopak v nižších patrech lesa, mělo hnízdní nažinu 15 % jedinců a ani u jednoho nebyly přítomné spermie. Zároveň bylo odchyceno také několik juvenilních jedinců, což by ukazovalo spíš na konec hnízdní sezóny. Na základě výsledků z jiných období usuzuji, že tato guilda hnízdí především v období sucha a s přicházejícími dešti jejich hnízdění doznívá. To platí především pro druhy, které se loví hmyz ve vyšších patrech lesa, kde může být vliv dešťů na aktivitu hmyzu silnější.

Začátek období sucha – listopad

Z listopadu, tedy začátku období sucha, jsem měla k dispozici odchvy ze všech třech nadmořských výšek a mohla jsem tedy porovnat rozdíly v hnízdní aktivitě jednotlivých guild napříč elevačním gradientem. Ve všech třech nadmořských výškách je nápadná nižší míra hnízdní aktivity insektivorů sbírajících potravu na zemi („*ground searchers*“) oproti předchozímu období dešťů, kdy tato skupina hnízdila ze všech nejvíce. Konec hnízdní sezóny této skupiny potvrzuje také relativně vyšší poměr jedinců s hnízdními nažinami oproti jedincům se spermii. Navíc během tohoto období byli odchyceni také juvenilní jedinci. Konec hnízdní sezóny v tomto období naznačují data prakticky ze všech studovaných let a ve všech nadmořských výškách, přestože v některých letech nebyly rozdíly mezi jednotlivými guildami výrazné. Jelikož nemám k dispozici data o aktuálních klimatických podmínkách v daných letech, ani informace o konkrétní dostupnosti potravy, nelze určit, co způsobilo tyto meziroční rozdíly. U tropických ptáků je možné také oportunistické hnízdění (Wikelski *et al.* 2000, Hau *et al.* 2008), kdy ptáci reagují na aktuální vhodné podmínky prostředí (Stouffer *et al.* 2013). Například v některých letech nemusely být rozdíly v dostupnosti různých typů potravy tak výrazné a toto období tak mohlo nabízet vhodné podmínky ke hnízdění více skupinám. Proto by bylo zapotřebí porovnat celoroční průběhy hnízdní aktivity jednotlivých potravních strategií a porovnat je s klimatickými podmínkami a s aktuální nabídkou potravy.

Nejméně v listopadu hnízдили specializovaní frugivoři. Tato potravní strategie pravděpodobně hnízdí v první polovině období dešťů (Fotso 1996). Na tuto preferenci hnízdního období ukazují také data o hnízdění aktivitě z března, tedy začátku tohoto období, kdy tato potravní skupina pravděpodobně hnízdit začínala. V listopadu jejich hnízdění aktivita tedy pravděpodobně už končí. Patnosti hnízdění aktivity byly velmi podobné skupině insektivorních ptáků sbírajících potravu na zemi. Na konec hnízdního období ukazuje poměr výskytu hnízdních nažin a spermií. Zatímco u mnoha jedinců jsou stále znatelné hnízdění nažiny, přítomnost spermií je velmi sporadická. Spermie by se měly ve větší míře vyskytovat spíše začátkem hnízdního období. Tento rozdíl v četnosti výskytu hnízdních nažin a spermií byl zvláště výrazný v nížinném lese v roce 2013 a v horském lese v roce 2012, kdy mělo poměrně mnohem více jedinců stále znatelnou hnízdění nažinu, ale spermie už samci pravděpodobně netvořili. V horském lese bylo v tomto roce odchycen také velký počet juvenilů. Potrava frugivorů je mnohem více sezónní než výskyt hmyzu (Chiver *et al.* 2015), množství plodů narůstá s rostoucím množstvím srážek (Sakai *et al.* 1999, Bendix *et al.* 2006).

Zajímavé je, že pouze u této potravní skupiny se prokázal statisticky významný rozdíl v poměru jedinců s hnízdními nažinami mezi jednotlivými elevacemi pro listopad 2011. Zatímco v nížinném a submontánním lese hnízdění nažiny nebyly vytvořeny u žádného z odchycených jedinců, v horském lese měla hnízdění nažinu čtvrtina z celkového počtu odchycených jedinců této potravní strategie. Je těžké říci, co by tento rozdíl mohl způsobovat. Samotný výskyt hnízdních nažin by naznačoval posunutou hnízdění sezónu do období sucha v horském lese, což by bylo v souladu i s ostatními studiemi zabývajícími se sezonalitou hnízdění aktivity podél elevačního gradientu (Tye 1992, Fotso 1996). V kombinaci s daty o přítomnosti spermií se naopak zdá, že v horském lese je v porovnání s nižšími nadmořskými výškami hnízdění spíše u konce. Pro popsání rozdílů mezi nadmořskými výškami by ale bylo zapotřebí znát celoroční průběhy hnízdění aktivity.

Naopak specializovaní nektarivoři začátkem období sucha hnízdit teprve začínají. Většina rostlin zde kvete hlavně začátkem období sucha (Serle 1981, Borghesio a Laiolo 2004), a aby ptáci využili této hojnosti potravy, hnízdění pravděpodobně později v období sucha.

Ve všech nadmořských výškách vykazovaly relativně vysokou míru hnízdění aktivity v listopadu generalistické skupiny frugivorů i nektarivorů, zejména oproti specializovaným skupinám, i když v některých letech rozdíly mezi skupinami nebyly výrazné. I přes to, že u nektarivorů generalistů byly poměry jedinců se spermiemi kvůli pohlavnímu dimorfismu

nadhodnocené, byla ale patrná vysoká míra hnízdní aktivity oproti ostatním skupinám, a to zejména v nížinném lese.

V nížinném lese tyto dvě skupiny relativně hojně hnízdily také v březnu, tedy začátkem období dešťů. Generalisté nejsou natolik závislí na jednom typu potravy a mohou využívat různé potravní zdroje. Tyto potravní skupiny tedy pravděpodobně nebudou omezovali žádným sezónním nedostatkem určitého typu potravy a nebudou u nich tak jasné preference jednoho období ke hnízdění. V hnízdění se zřejmě vyhýbají pouze období silných dešťů, které mohou představovat fyziologické omezení (Karr a Freemark 1983). Je dokonce pravděpodobné, že budou hnízdit i vícekrát do roka (Komdeur 1996). To by potvrzovaly i odchyty juvenilních jedinců z tohoto období.

V submontánním a horském lese v listopadu hnízdili ze všech skupin nejvíce insektivoři sbírající hmyz na listech („*foliage gleaners*“). Zatímco v horském lese data o hnízdních nažínách a spermiích ukazují na pokročilou hnízdní sezónu, byli dokonce odchyceni i juvenilní jedinci, ve střední nadmořské výšce touto dobou hnízdit teprve začínali. V horském lese spadne oproti nižším nadmořským výškám méně srážek, takže vhodné období ke hnízdění zde může nastávat pro tuto potravní strategii již dříve. V submontánním i v horském lese pravděpodobně začínají hnízdit dříve insektivoři lovící v nižších patrech lesa oproti těm ve vyšších patrech. Ve vyšších patrech lesa mohou být více ovlivněni případnými dešti. Jak ukázala data ze září, během dešťů hnízdí tato skupina opravdu minimálně.

Zajímavá je skupina granivorních ptáků. Ze všech nadmořských výšek byly granivorní druhy odchyceni pouze v horském lese, a to jen v letech 2011 a 2014, v roce 2012 byli odchyceni pouze dva jedinci. Tyto rozdíly mohou být ale také způsobeny jiným místem odchytů. Granivorní druhy bývají vázány na otevřenější biotopy (Pineda-Diez de Bonilla *et al.* 2012) a v letech 2011 a 2014 byly odchyty prováděny více u okraje lesa. V těchto letech patřili granivoři k nejvíce hnízdicím potravním strategiím. Hnízdění v průběhu období sucha dokumentoval u granivorních ptáků také Eisentraut (1963) například u vidy africké (*Euplectes capensis*). Na přelomu období dešťů a sucha začíná přibývat semen (Bendix *et al.* 2006), takže je pravděpodobné, že v pokročilejším období sucha budou hnízdit ještě více.

Hnízdní aktivita různých skupin tropických ptáků se tedy v různých obdobích liší. I přes zjevně velkou meziroční variabilitu je vidět určitá preference různých období ke hnízdění u různých skupin potravních skupin ptáků. Střídání období dešťů a období sucha ovlivňuje dostupnost různých potravních zdrojů v průběhu roku a ptáci se tak snaží hnízdění načasovat

do takového období, kdy mají potravu dostatek. Hnízdní sezóna tropických ptáků také trvá zpravidla déle (Johnson *et al.* 2011). Je tak možné, že vrchol hnízdní aktivity některých skupin ptáků je mimo studované měsíce a neukážou se tak výrazné rozdíly mezi studovanými měsíci, přestože se klimatickými poměry velmi liší. Některé druhy také nezávisí na jednom typu potravy, ale složení jejich potravy se v průběhu roku může měnit (Borghesio a Laiolo 2004).

4.3. Sezonalita zpěvní aktivity

Dlouho převládal názor, že zpěvní aktivita je spjata s hnízděním pouze v temperátní zóně a v tropech ptáci zpívají celoročně (Tobias *et al.* 2011). Ovšem jak dokazují recentnější studie (například Fedy a Stutchbury 2005, Topp a Mennill 2008, Koloff a Mennill 2013, Hill *et al.* 2015, Chiver *et al.* 2015), i v tropickém lese samci zpívají více během hnízdní sezóny, nejvíce těsně před hnízděním. Zpěv může sloužit k obraně teritoria (Koloff a Mennill 2013), k synchronizaci rozmnožovacího cyklu a hraje důležitou roli při výběru partnera (Stutchbury *et al.* 1998). Začátek zpěvní aktivity samců by dokonce mohl iniciovat snášení vajec (Chiver *et al.* 2015).

Zpěvní aktivitě vybraných druhů i celého společenstva jsem se věnovala v druhé části mé práce. Zejména na úrovni společenstva se zpěvní aktivitou tropických ptáků dosud nikdo nezabýval. Sledovala jsem odlišnosti v druhové bohatosti vokalizujícího společenstva v různých nadmořských výškách a v průběhu roku. Dále jsem zkoumala závislost počtu hlasově se projevujících druhů na podmínkách prostředí, srážkách a teplotě. Zajímala mě také druhová obměna vokalizujících druhů v průběhu roku, a jestli existují rozdíly mezi nadmořskými výškami. U vybraných druhů jsem sledovala změny v míře zpěvní aktivity v průběhu roku vzhledem k příslušnosti k různým potravním guildám.

Na rozdíl od odchytových dat pocházejících z třech období roku během několika let, zpěvní aktivita celého ptačího společenstva na Kamerunské hoře byla zaznamenávána průběžně po jeden celý rok pomocí songmeterů ve třech nadmořských výškách – 350, 1100 a 2200 m n. m.

Počet zaznamenaných druhů klesal s rostoucí nadmořskou výškou, v souladu s obecně platnou patrností poklesu druhové diverzity podél elevačního gradientu (například McCain 2009). Rozdíly v druhové bohatosti vokalizujících druhů se ale projevily pouze mezi nížinným lesem a dvěma vyššími nadmořskými výškami, a to jak v měřítku jednotlivých dní, tak i měsíců.

V nížinném lese se v porovnání s ostatními nadmořskými výškami ozývalo více druhů v průběhu celého roku, ve všech elevacích byl ale patrný pokles počtu zpívajících druhů během první poloviny roku, tedy s přibývajícím množstvím srážek. Pouze na přelomu května a června se počet hlasově se projevujících druhů mírně zvýšil. Tento nárůst byl následován velmi výrazným poklesem počtu druhů v průběhu července a srpna, během vrcholného období dešťů. Nejvýraznější pokles počtu druhů během tohoto období jsem pozorovala právě v nížinném lese, kde je srážkový úhrn nejvyšší. Od září do konce roku, tedy s ubývajícím množstvím srážek, počet vokalizujících druhů opět narůstal. Tento trend byl patrný také v submontánním lese, i když zde nebyl propad tak výrazný. Naproti tomu v horském lese zpívalo v průběhu roku relativně málo druhů, ale jejich počet se v průběhu roku v zásadě neměnil, a to ani během období vrcholných dešťů.

Dále mě tedy zajímalo, zda li existuje přímá souvislost mezi počtem vokalizujících druhů v daném měsíci a měnícími se podmínkami prostředí. Zkoumala jsem závislost jednak na celkovém měsíčním úhrnu srážek, ale také na počtu deštivých dní za měsíc. Přestože tyto dvě proměnné jsou na sobě závislé, počet deštivých dní může být pro zpívající a také hnízdící druhy mnohem více omezující. Například během období dešťů jsou srážkové úhrny opravdu vysoké a pro ptáky by tedy mohl být důležitější právě počet deštivých dní, respektive tedy počet dní bez deště, během kterých mají mnohem více možností například ke sběru potravy, jelikož zpěvy jsou velmi náročné na energii (Manica *et al.* 2014).

Signifikantní negativní závislost na obou dvou proměnných, na počtu deštivých dní i na množství srážek, se prokázala ve všech třech nadmořských výškách. V nížinném a submontánním lese byl počet druhů také pozitivně závislý na teplotě, v horském lese tato závislost průkazná nebyla. Teploty v tropickém lese, přestože negativně korelují s množstvím srážek, vykazují v průběhu roku jen velmi malý rozptyl. Počet zpívajících druhů je tedy pravděpodobně ovlivněn hlavně srážkami. Ty mohou mít vliv na sníženou dostupnost potravy a zároveň mohou představovat fyziologické omezení pro ptáky (Karr a Freemark 1983). Zpěvní aktivita přitom nebyla nízká pouze během jednotlivých srážek, ale během celého období dešťů, tedy i během nedeštivých dní. Během období dešťů mají ptáci snížené příležitosti shánění potravy a chvíle bez deště tak pravděpodobně věnují potravnímu chování více než zpěvu. To bude pravděpodobně příčinou toho, proč s nástupem období dešťů zpěvní aktivita celého společenstva klesá. V horském lese počet vokalizujících druhů na množství srážek a počtu deštivých dní závisí také, ale vzhledem k celkově menším srážkovým úhrnům oproti nižším polohám, se počet druhů v průběhu roku tak dramaticky nemění.

Karr a Freemark (1983) ve své studii také uvádějí, že rozložení denní aktivity ptáků se liší v závislosti na období, což platí jak pro druhy, tak i pro různé potravní guildy. Zatímco během období sucha byli ptáci na sledované lokalitě aktivnější ráno, během dešťů byla jejich ranní aktivita minimální a roste směrem k večeru. Spíš než dostupností potravy to může být dáno fyziologickými omezeními během silných dešťů. Výsledky této práce tedy naznačují, že ptáci po dešti potřebují určitou dobu na lov potravy a „zotavení“, pak mohou začít zpívat. Záznamy zpěvní aktivity, se kterými pracuji v této práci, byly zaznamenávány pouze ráno tři hodiny po rozednění. Songmetry by tak případnou večerní aktivitu nezachytily. Přesto při návštěvě Kamerunského lesa žádná zpěvní aktivita v druhé polovině dne zaznamenána nebyla (J. Vokurková, O. Sedláček, pers. comm.), vysvětlení trendu úbytku druhů během období dešťů odpolední či večerní aktivitou druhů je tedy v tomto případě nepravděpodobné. Bude zřejmě záviset na tom, kdy během dne/noci na konkrétních místech prší a jak je tento jev pravidelný. V případě Kamerunské hory buď prší téměř nepřetržitě, nebo jsou jednotlivé deště velmi neprediktabilní a může pršet kdykoliv během dne. Cirkadiánní hlasová aktivita nicméně je předmětem našeho dalšího bádání.

Zajímavé také je, že v horském lese se v průběhu roku ozývalo celkově méně druhů, ale jednotlivé druhy se zde ozývaly mnohem větší část roku v porovnání s nížinným i submontánním lesem. Po celý rok se tak v horském lese ozývá výrazně větší část společenstva. Jinými slovy, hlasová aktivita jednotlivých druhů a tím pádem celého společenstva je zde nejvyšší. Nejmenší podíl druhů z celkového společenstva se ozýval v submontánním lese. Může to být dáno tím, že v submontánním lese se mísí druhy z horského a nížinného lesa a je zde tedy velký druhový obrat zpěvního společenstva během roku. Celkově nízkou hlasovou aktivitu ptačího společenstva v submontánním lese potvrdil i relativně malý počet druhů, který byl v této nadmořské výšce zaznamenán během jednoho pětiminutového intervalu. Největší míru zpěvní aktivity vykazovalo opět společenstvo nížinného lesa, ovšem s velmi výrazným propadem během silných dešťů v červenci a srpnu.

V nížinném lese byl také mnohem větší druhový obrat, který v první polovině roku narůstal a vrcholil v druhé polovině dubna. V té době se střídá období sucha a dešťů, zásadním způsobem se tedy mění i složení celého vokalizujícího společenstva. Z měnící se míry zpěvní aktivity jednotlivých druhů (viz dále) je patrné, že v každém z těchto dvou období budou pravděpodobně zpívat ty druhy, které v daném období hnízdí.

Jak jsem již ukázala, naopak v horském lese zpívá celkově málo druhů, ale ty se ozývají po většinu roku. Druhovú obměna je zde tudíž v průběhu roku minimální. V druhé polovině roku jsem pozorovala dokonce pokles druhového obratu, což by znamenalo, že směrem do období sucha zpívá většina druhů z celého společenstva. U hnízdní aktivity na tento trend upozorňují ve svých studiích například Tye (1992). Uvádí, že v horském lese jsou oproti nižším elevacím hnízdní sezóny posunuty spíše do období sucha. Tye (1992) ve své studii uvádí, že nížinné druhy, které v nížině hnízdí během období dešťů, ve vyšších nadmořských výškách hnízdí během období sucha. Její sledování ale pochází právě pouze z období sucha a je tedy těžké říct, zda li nížinné druhy nehnízdily i v jinou roční dobu.

Vysoký druhový obrat v průběhu celého roku jsem pozorovala v submontánním lese. Jeho míra se během roku příliš neměnila. Společenstvo středních nadmořských výšek hostí poměrně heterogenní skupinu druhů, stýkají se zde druhy s horním i spodním limitem altitudinálního rozšíření. Navíc je toto společenstvo nejbohatší, co se týká celkové abundance jedinců ve společenstvu (Ferenc et al. 2016). Relativně vyšší druhový obrat zpěvního společenstva tak může být důsledkem výskytu druhů s odlišnými životními strategiemi. Může to být také dáno tím, že v průběhu celého roku se také díky altitudinálním migracím může mísit společenstva nížinného a horského lesa. Díky tomu je druhový obrat vysoký a přibližně stejný po celý rok.

V poslední části práce jsem se věnovala zpěvní aktivitě jednotlivých druhů. Zajímala mě otázka, jestli se bude lišit průběh zpěvní aktivity různých druhů v závislosti na jejich příslušnosti k různým potravním guildám. Dle mého předpokladu by druhy měly zpívat více právě v tom období, kdy se potvrdila vyšší míra hnízdní aktivity celé guildy. U naprosté většiny mnou vybraných druhů se souvislost hnízdní a zpěvní aktivity opravdu potvrdila.

Například zpěvní aktivita zástupců skupiny insektivorů sbírajících hmyz na listech („*foliage gleaners*“) výrazně klesala v průběhu roku s rostoucím množstvím srážek, a to ve všech nadmořských výškách. To je v souladu s odchytovými daty, ze kterých byla patrná minimální míra hnízdní aktivity v září, tedy během dešťů. U této skupiny se také prokázala preference hnízdního období v listopadu. U všech druhů koncem roku vzrůstala také zpěvní aktivita.

Zpěvní aktivitu insektivorů lovících hmyz ve vzduchu („*flycatchers*“) nemohu s porovnat se záznamy o hnízdní aktivitě, jelikož pro tuto skupinu nebyl odchycen dostatečný počet jedinců. Podle mých předpokladů by ale tato skupina měla hnízdit rovněž během období sucha, kdy má k dispozici dostatek potravy. Během dešťů jsou omezovány letové schopnosti hmyzu (Hilt

et al. 2007) a snižuje se tím tak jeho dostupnost pro ptáky. Zpěvní aktivita druhů této potravní skupiny tento předpoklad potvrzuje. Pokles zpěvní aktivity během období dešťů jsem pozorovala u všech vybraných druhů této guildy, lejskovce rudobřichého (*Tersiphone rufiventer*), leksnáčka rudobřichého (*Dyaphorophya concreta*) i leksnáčka rudobřevého (*Platysteira cyanea*). Načasování hnízdní aktivity insektivorů do období sucha dokládá z Kamerunských hor také Eisentraut (1963) a Fotso (1996).

Obdobný průběh hnízdní aktivity jsem zaznamenala také u frugivorů generalistů, tedy u druhů, jejichž potrava je doplňována plody, ale významnou část potravy tvoří hmyz, také lovený na listech technikou „foliage gleaning“. Z této skupiny jsem sledovala dva druhy z rodu *Phyllastrephus*, bulbulce žlutavého (*P. icterinus*) z nížinného lesa a bulbulce šedohlavého (*P. poliocephalus*) ze submontánního lesa. U obou těchto druhů zpěvní aktivita s rostoucím množstvím srážek také klesala. Také z dat o hnízdní aktivitě je patrné, že se vyhýbají období dešťů.

U insektivorních druhů, které sbírají potravu na zemi („ground searchers“) se s rostoucím množstvím srážek projevilo naopak nárůst zpěvní aktivity, což je v souladu s mými daty o hnízdní aktivitě. U této potravní guildy byla opravdu prokázána preference období dešťů ke hnízdění. Horský druh drozdík horský (*Cossypha isabellae*) nejvíce zpíval dokonce během nejdeštivějšího týdne v roce. U dalších dvou druhů timálie světlehrdlé (*Illadopsis rufipennis*) v nížinném lese a timálie šedoprsé (*Kakamega poliothorax*) v submontánním lese byl nástup zpěvní aktivity patrný se začátkem dešťů. Zpěvní aktivita poté během nejsilnějších dešťů mírně klesala, což by mohlo být důsledkem toho, že v nižších nadmořských výškách spadne během nejdeštivějšího období mnohem více srážek než v horském lese, což pro ptáky představuje značné omezení. V submontánním lese může navíc dostupnost potravy ovlivňovat i značná rozvolněnost prostředí kvůli činnosti pralesních slonů. I přesto jsem nepozorovala žádný výrazný pokles ve zpěvní aktivitě během období dešťů. V případě mnou sledovaných druhů by to také mohlo být důsledkem toho, že

Souvislost zpěvní a hnízdní aktivity se prokázala také u dalších potravních guild, u specializovaných frugivorů, u nektarivorů specializovaných i generalistických a u granivorů.

Zpěvní aktivita specializovaných frugivorů (bulbul žlutovousý (*Andropadus latirostris*) a bulbul malý (*Andropadus virens*) v nížinném lese, turako žlutozobý (*Tauraco macrorhynchus*) v submontánním lese a bulbul horský (*Andropadus tephrolaemus*) v horském

lese) vzrůstala během první poloviny roku, s rostoucím množstvím srážek, ale během silných dešťů zpěvní aktivita opět klesala. Také z dat o hnízdní aktivitě je patrné, že tato skupina hnízdí spíše v první polovině roku, tedy začátkem období dešťů, kdežto během vrcholného období dešťů už hnízdní aktivita doznívá. Jak také ukázala data z listopadu, v tomto období je hnízdní aktivita pravděpodobně u konce. Také Fotso (1996) pozoroval zvýšenou hnízdní aktivitu frugivorních druhů v první polovině období dešťů.

Také hnízdní aktivita nektarivorů, a to jak specializovaných, tak generalistických, u kterých tvoří velkou část potravy hmyz, byla nízká v průběhu období dešťů. V tomto období byl také nápadný pokles zpěvní aktivity. Specializovaný nektarivorní druh z horského lesa, strdimil severní (*Cinnyris reichenowi*) byl celkem hlasově aktivní po celý rok. Jedná se o nejpočetnější druh horského lesa, a proto mohl být jeho zpěv častěji zaznamenán. Přesto je patrný pokles hlasové aktivity během nejsilnějších dešťů v průběhu července a srpna. Obdobný průběh zpěvní aktivity jsem pozorovala také u ostatních nektarivorních druhů, tentokrát generalistických, u strdimila olivového (*Cyanomitra olivacea*) a strdimila kamerunského (*C. oritis*).

Ze skupiny granivorních ptáků jsem sledovala průběh zpěvní aktivity u jediného druhu, stehlíkovce oranžovozobého (*Linurgus olivaceus*). Stejně jako u hnízdní aktivity této skupiny, která byla v listopadu velmi vysoká, i u toho druhu byl velmi nápadný nárůst zpěvní aktivity od září do listopadu, tedy po skončení vrcholných dešťů.

Data o zpěvní aktivitě ptačího společenstva na Kamerunské hoře tedy ukazují, že i v tropickém lese se zpěvní aktivita mění v průběhu roku, a to jak na úrovni celého společenstva, tak na úrovni jednotlivých druhů. Velmi se také liší průběhy zpěvní aktivity v různých nadmořských výškách. Významným faktorem ovlivňujícím druhovou bohatost vokalizujících druhů jsou klimatické podmínky, především množství srážek. Jak ukazují data o zpěvní aktivitě jednotlivých druhů, zpěv není spjatý s hnízdním obdobím pouze v temperátním pásmu, ale ptáci se v období reprodukce ozývají mnohem více také v tropickém deštném lese.

5. Závěr

Hnízdní i zpěvní aktivita ptáků obývajících tropický deštný les byla vždy považována spíše za asezónní, jelikož podmínky prostředí jsou zde oproti oblastem mírného pásma relativně stálé. To ovšem platí pouze pro teploty, srážkové úhrny se v průběhu roku výrazně mění a lze rozlišovat období sucha a období dešťů. Rozložení srážek přímo ovlivňuje fenologii rostlin, či množství a aktivitu hmyzu a jiných bezobratlých, a tím také dostupnost potravy pro ptáky. Jelikož hnízdění je pro ptáky energeticky velmi náročné, mělo by být načasováno tak, aby korespondovalo s co největší dostupností potravy. Takové načasování zajišťuje největší pravděpodobnost úspěšného vyhnízdění.

Abych prokázala, že právě dostupnost potravy je významným faktorem ovlivňujícím načasování hnízdní aktivity, testovala jsem rozdíly v míře hnízdní aktivity různých potravních guild v odlišných obdobích. Prokázala jsem, že míra hnízdní aktivity u různých potravních guild v různých částech roku liší. Začátkem období dešťů hnízdili nejvíce nektarivorní ptáci, kteří se primárně živí hmyzem a nektar tvoří pouze doplňkovou část potravy. V první polovině období dešťů hnízdili také frugivoři. Během období dešťů byla nejvyšší míra hnízdní aktivity prokázána u skupiny insektivorů, kteří sbírají potravu (bezobratlé) na zemi. Začátkem období sucha hojně hnízdili insektivori, kteří potravu ovšem nesbírají na zemi, ale z vegetace. V horském lese byla vysoká míra hnízdní aktivity zřejmá také u skupiny granivorních ptáků. Pro tyto preference doby hnízdění, kdy hnízdní velká část jedinců dané skupiny, lze najít vysvětlení právě v různé dostupnosti potravy v průběhu roku. Také jsem pozorovala určitou meziroční variabilitu, která může souviset s posunem začátku sucha. Hnízdní aktivitu v daných měsících bylo by vhodné porovnat v závislosti na aktuálních klimatických podmínkách a konkrétních informacích o dostupnosti potravy. Také záznamy z více let by umožnily vysledovat, zda se tyto patrnosti ukazují i z dlouhodobého hlediska.

V druhé části práce jsem se zaměřila na zpěvní aktivitu. Dlouho převažoval názor, že tropické druhy ptáků zpívají nepřetržitě a na rozdíl od temperátních druhů neexistuje spojitost mezi zpěvní a hnízdní aktivitou. Zpěvní aktivitou tropických ptáků na úrovni společenstva se pak ještě nikdo nezabýval. Díky novým bioakustickým metodám jsem měla k dispozici nahrávky celého společenstva z průběhu celého roku ve třech nadmořských výškách. V souladu s obecným trendem úbytku druhové bohatosti podél elevačního gradientu klesal také počet vokalizujících druhů. V průběhu roku měly také na počet zpívajících druhů vliv podmínky

prostředí, zejména srážky. Množství srážek i počet deštivých dní negativně ovlivňovalo počet zpívajících druhů. Ve všech nadmořských výškách byl v průběhu roku znatelný pokles druhové bohatosti vokalizujícího společenstva s postupujícím obdobím dešťů, nejvýrazněji však v nížinném lese. V horském lese se zpěvní aktivita společenstva v průběhu roku příliš neměnila a druhy se zde ozývaly po většinu roku. Oproti nižším nadmořským výškám zde byl i malý druhový obrat, což indikuje celkově vysokou a stabilní hlasovou aktivitu společenstva horského lesa.

Dále jsem se věnovala změnám zpěvní aktivity jednotlivých druhů v průběhu roku. U všech vybraných druhů byla zpěvní aktivita vyšší během období, kdy byla potvrzena také vyšší hnízdní aktivita příslušné potravní guildy. Potvrdila jsem tak souvislost zpěvní aktivity s hnízdním obdobím u tropických ptáků. Přestože tropické druhy mohou být hlasově aktivní po celý rok, což může být spojeno například s hájením teritorií, během období hnízdění zpívají mnohem více. Celoroční záznamy zpěvní aktivity ptáků v tropickém deštném lese tak otevírají také nové možnosti studia sezonality hnízdní aktivity tropických ptáků.

Seznam literatury

- Ahumada, J.A. 2001. Comparison of the reproductive biology of two neotropical wrens in an unpredictable environment in northeastern Colombia. *Auk*, **118**: 191-210.
- Albrecht, T., Kleven, O., Kreisinger, J., Laskemoen, T., Omotoriogun, T.C., Ottosson, U., Reif, J., Sedláček, O., Hořák, D., Robertson, R.J. a Lifjeld, J.T. 2013. Sperm competition in tropical versus temperate zone birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **280**: 0122434.
- Appleby, B.M., Yamaguchi, N., Johnson, P.J. a MacDonald, D.W. 1999. Sex specific territorial responses in Tawny Owls *Strix aluco*. *Ibis*, **141**: 91-99.
- Bailey, R.E. 1952. The incubation patch of passerine birds. *The Condor*, **54**: 121-136.
- Bates, G.L. 1908. Observations regarding the breeding seasons of the birds of southern Camerun. *Ibis*, **50**: 558-570 - v Serle, W. 1981. The breeding season of birds in the lowland rainforest and in the montane forest of West Cameroon. *Ibis*, **123**: 62-74.
- Barre, N., Tron, F., Chartendrault, V., Okahisa, Y., Sato, N.J., Legault, A. a Theuerkauf, J. 2013. Breeding Seasons of Landbirds in New Caledonia. *Wilson Journal of Ornithology*, **125**: 384-389.
- Bendix, J., Homeier, J., Ortiz, E.C., Emck, P., Breckle, S.W., Richter, M. a Beck, E. 2006. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. *International Journal of Biometeorology*, **50**: 370-384.
- Bergl, R.A., Oates, J.F. a Fotso, R. 2007. Distribution and protected area coverage of endemic taxa in West Africa's Biafran forests and highlands. *Biological Conservation*, **134**: 195-208.
- Blake, J.G. a Loiselle, B.A. 2000. Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *Auk*, **117**: 663-686.
- Boinski, S. a Fowler, N.L. 1989. Seasonal patterns in a tropical lowland forest. *Biotropica*, **21**: 223-233.
- Borghesio, L. a Laiolo, P. 2004. Seasonal foraging ecology in a forest avifauna of northern Kenya. *Journal of Tropical Ecology*, **20**: 145-155.
- Boulton, R. a Rand, A.L. 1952. A collection of birds from Mount Cameroon. *Fieldiana*, **34**: 35-64.
- Boyle, W.A., Conway, C.J. a Bronstein, J.L. 2011. Why do some, but not all, tropical birds migrate? A comparative study of diet breadth and fruit preference. *Evolutionary Ecology*, **25**: 219-236.
- Boyle, W.A., Norris, D.R. a Guglielmo, C.G. 2010. Storms drive altitudinal migration in a tropical bird. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **277**: 2511-2519.

- Briggs, J.M. a Knapp, A.K. 1995. Interannual variability in primary production in tallgrass prairie – climate, soil-moisture, topografic position, and fire as determinants of aboveground biomass. *American Journal of Botany*, **82**: 1024-1030.
- Brosset, A. 1990. A long-term study of the rain forest birds in M'passa (Gabon). A. Keast, ed. *Biogeogmpy and ecology of forest bird communities*. London: Academic Press, 259- 274 ve
- Fotso, R.C. 1996. Seasonal breeding in birds and its implications for the conservation of biodiversity in the Oku region, Cameroon, *Bird Conservation International*, **6**:393-408.
- Brown, L.H., Urban, E.K. a Newman, K. 1982. The birds of Africa (Vol. 1, p. 521). C. H. Fry, & S. Keith (Eds.). London: Academic Press.
- Bryant, D.M. 1988. Energy expenditure and body mass changes as measures of reproductive costs in birds. *Functional Ecology*, **2**: 23-34.
- Burgess, N.D. a Mlingwa, C.O.F. 2000. Evidence for altitudinal migration of forest birds between montane Eastern Arc and lowland forests in East Africa. *Ostrich*, **71**: 184-190.
- Bussmann, R. W. 2006. Vegetation zonation and nomenclature of African mountains—an overview. *Lyonia*, **11**: 41-66.
- Byers, B.E. a Kroodsma, D.E. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour*, **77**: 13-22.
- Cable, S.A. a Cheek, M.R. 1998. The plants of Mount Cameroon: a conservation checklist. *Royal Botanic Gardens, Kew, UK*
- Carpenter, R.J., Read, J. a Jaffre, T. 2003. Reproductive traits of tropical rain-forest trees in New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology*, **19**: 351-365.
- Clouet, M. 2000. The breeding biology of the Common Crossbill *Loxia curvirostra* in the Central Pyrenees. *Bird Study*, **47**: 186-194.
- Cox, D.T.C., Brandt, M.J., McGregor, R., Ottosson, U., Stevens, M.C. a Cresswell, W. 2013. The seasonality of breeding in savannah birds of West Africa assessed from brood patch and juvenile occurrence. *Journal of Ornithology*, **154**: 671-683.
- Daan, S., Dijkstra, C., Drent, R. a Meijer, T. 1989. Food Supply and the Annual Timing of Avian Reproduction. *Proceedings XIXth Ornithological Congress*, 392-407.
- David, J.P., Murugan, B.S. a Manakadan, R. 2012. Seasonality in fruiting of fig and non-fig species in a tropical dry evergreen forest in Sriharikota Island, southern India. *Tropical Ecology*, **53**: 1-13.
- Dawson, A., King, V.M., Bentley, G.E. a Ball, G.F. 2001. Photoperiodic control of seasonality in birds. *Journal of Biological Rhythms*, **16**: 365-380.

- De Klerk, H.M., Crowe, T.M., Fjeldså, J. a Burgess, N.D. 2002. Biogeographical patterns of endemic terrestrial Afrotropical birds. *Diversity and Distributions*, **8**: 147-162.
- Delancey, M.W. a DeLancey, M.D. 2002. Historical dictionary of the Republic of Cameroon. *3rd ed. Lanham, Maryland: The Scarecrow Press*.
- Eisentraut, M. 1963. *Die Wirbeltiere des Kamerungebirges: unter besonderer Berücksichtigung des Faunenwechsels in den verschiedenen Höhenstufen*. Paul Parey verlag, Hamburg und Berlin.
- Farabaugh, S.M. 1982. The ecological and social significance of duetting. v Kroodsma D.E., Miller E.H. (eds) *Acoustic communication in birds*, **vol 2**. Academic Press, New York, 85–124
- Fedy, B.C. a Stutchbury, B.J.M. 2005. Territory defence in tropical birds: are females as aggressive as males? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **58**: 414-422.
- Feng, X., Porporato, A. a Rodriguez-Iturbe, I. 2013. Changes in rainfall seasonality in the tropics. *Nature Climate Change*, **3**: 811-815.
- Ferenc, M., Fjeldså, J., Sedláček, O., Motombi, F. N., Nana, E. D., Mudrová, K. a Hořák, D. 2016. Abundance-area relationships in bird assemblages along an Afrotropical elevational gradient: space limitation in montane forest selects for higher population densities. *Oecologia*, 225-233.
- Foeken, S.G., de Vries, M., Hudson, E., Sheppard, C.D. a Dierenfeld, E.S. 2008. Determining nitrogen requirements of Aceros and Buceros hornbills. *Zoo Biology*, **27**: 282-293.
- Fonge, B.A., Focho, D.A., Egbe, E.A., Tening, A.S., Fongod, A.N., Neba, G.A. a Mvondo, Ze A. 2011. The effects of climate and edaphic factors on plant colonisation of lava flows on Mount Cameroon. *Journal of Ecology and the Natural Environment*, **3**: 255-267.
- Forbes, R.W., Craig, A.J.F.K., Hulley, P.E. a Parker, D.M. 2011. Seasonal variation in the avian community associated with an *Aloe ferox* (Asphodelaceae, Mill.) flowering event in the Eastern Cape, South Africa. *12th Pan-African Ornithological Congress*, 9-15.
- Fotso, R.C. 1996. Seasonal breeding in birds and its implications for the conservation of biodiversity in the Oku region, Cameroon, *Bird Conservation International*, **6**:393-408.
- Fraser, P.J., Hall, J.B. a Healey, J.R. 1998. Climate of the Mount Cameroon Region, long and medium term rainfall, temperature and sunshine data. *University of Wales Bangor, MCP LBG, Limbe, Cameroon*.
- Fry, C. H., Keith, S. a Urban, E. K. 1988. The birds of Africa. Volume III, *Academic Press, London*.
- Fry, C. H. a Keith, S. (Eds.). 2000. The birds of Africa. Volume VI, *Academic Press, London*.
- Fry, C. H. a Keith, S. (Eds.). 2004. The birds of Africa. Volume VII, *Christopher Helm, London*.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **75**: 1-34.

- Gonfiantini, R., Roche, M.A., Olivry, J.C., Fontes, J.C. a Zuppi, G.M. 2001. The altitude effect on the isotopic composition of tropical rains. *Chemical Geology*, **181**: 147-167.
- Goymann, W., Helm, B., Jensen, W., Schwabl, I. a Moore, I.T. 2012. A tropical bird can use the equatorial change in sunrise and sunset times to synchronize its circannual clock. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **279**: 3527-3534.
- Goymann, W. a Landys, M.M. 2011. Testosterone and year-round territoriality in tropical and non-tropical songbirds. *Journal of Avian Biology*, **42**: 485-489.
- Goymann, W., Moore, I.T., Scheuerlein, A., Hirschenhauser, K., Grafen, A. a Wingfield, J.C. 2004. Testosterone in tropical birds: Effects of environmental and social factors. *American Naturalist*, **164**: 327-334.
- Grafe, T.U. a Bitz, J.H. 2004. Functions of duetting in the tropical boubou, *Laniarius aethiopicus*: territorial defence and mutual mate guarding. *Animal Behaviour*, **68**: 193-201.
- Graham, C.H., Smith, T.B. a Languy, M. 2005. Current and historical factors influencing patterns of species richness and turnover of birds in the Gulf of Guinea highlands. *Journal of Biogeography*, **32**: 1371-1384.
- Hahn, A.H., Hoang, J., McMillan, N., Campbell, K., Congdon, J. a Sturdy, C.B. 2015. Biological salience influences performance and acoustic mechanisms for the discrimination of male and female songs. *Animal Behaviour*, **104**: 213-228.
- Hall, M.L. 2000. The function of duetting in magpie-larks: conflict, cooperation, or commitment? *Animal Behaviour*, **60**: 667-677.
- Hall, M.L. 2004. A review of hypotheses for the functions of avian duetting. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **55**: 415-430.
- Hall, B.P a Moreau, R.E. 1970. An atlas of speciation in African passerine birds. *London: Trustees of the British museum (Natural history)*.
- Hammann, A. 2004 Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology*, **92**: 24-31.
- Hau, M. 2001. Timing of breeding in variable environments: Tropical birds as model systems. *Hormones and Behavior*, **40**: 281-290.
- Hau, M., Perfito, N. a Moore, I.T. 2008. Timing of breeding in tropical birds: Mechanisms and evolutionary implications. *Ornitologia Neotropical*, **19**: 39-59.
- Hau, M., Wikelski, M., Soma, K.K. a Wingfield, J.C. 2000. Testosterone and year-round territorial aggression in a tropical bird. *General and Comparative Endocrinology*, **117**: 20-33.

- Hau, M., Wikelski, M. a Wingfield, J.C. 1998. A neotropical forest bird can measure the slight changes in tropical photoperiod. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **265**: 89-95.
- Hill, S.D., Amiot, C., Ludbrook, M.R. a Ji, W. 2015. Seasonal variation in the song structure of tui (*Prosthemadera novaeseelandiae*). *New Zealand Journal of Ecology*, **39**: 110-115.
- Hilt, N., Brehm, G. a Fiedler, K. 2007. Temporal dynamics of rich moth ensembles in the montane forest zone in southern Ecuador. *Biotropica*, **39**: 94-104.
- Chalfoun, A.D., Thompson, F.R. a Ratnaswamy, M.J. 2002. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology*, **16**: 306-318.
- Chapman, A. 1995. Breeding and moult of four bird species in tropical West Africa. *Tropical Zoology*, **8**: 227-238.
- Chaves-Campos, J. 2004. Elevational movements of large frugivorous birds and temporal variation in abundance of fruits along an elevational gradient. *Ornitologia Neotropical*, **15**: 433-445.
- Chiver, I., Stutchbury, B.J.M. a Morton, E.S. 2015. The function of seasonal song in a tropical resident species, the Red-throated Ant-tanager (*Habia fuscicauda*). *Journal of Ornithology*, **156**: 55-63.
- Johnson, E.I., Stouffer, P.C. a Bierregaard, R.O., Jr. 2012. The phenology of molting, breeding and their overlap in central Amazonian birds. *Journal of Avian Biology*, **43**: 141-154.
- Karr, J.R. 1976. Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical birds communities. *American Naturalist*, **110**: 973-994.
- Karr, J.R. a Freemark, K.E. 1983. Habitat selection and environmental gradients – dynamics in the stable tropics. *Ecology*, **64**: 1481-1494.
- Keith, S., Urban, E.K., a Fry, C.H. 1992. The birds of Africa. Volume IV. *Academic press, London*.
- Koloff, J. a Mennill, D.J. 2013. Vocal behaviour of Barred Antshrikes, a Neotropical duetting suboscine bird. *Journal of Ornithology*, **154**: 51-61.
- Komdeur, J. 1996. Seasonal timing of reproduction in a tropical bird, the Seychelles warbler: A field experiment using translocation. *Journal of Biological Rhythms*, **11**: 333-346.
- Lamperti, A.M., French, A.R., Dierenfeld, E.S., Fogiel, M.K., Whitney, K.D., Stauffer, D.J., Holbrook, K.M., Hardesty, B.D., Clark, C.J., Poulsen, J.R., Wang, B.C., Smith, T.B. and Parker, V.T. 2014. Diet selection is related to breeding status in two frugivorous hornbill species of Central Africa. *Journal of Tropical Ecology*, **30**: 273-290.
- Langmore, N.E. 1998. Functions of duet and solo songs of female birds. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**: 136-140.

- Levey, D.J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs*, **58**: 251-269.
- Levey, D.J. a Stiles, F.G. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. *American Naturalist*, **140**: 447-476.
- Levin, R.N. a Wingfield, J.C. 1992. The hormonal control of territorial aggression in tropical birds. *Ornis Scandinavica*, **23**: 284-291.
- Maina, G.G. a Jackson, W.M. 2003. Effects of fragmentation on artificial nest predation in a tropical forest in Kenya. *Biological Conservation*, **111**: 161-169.
- Manica, L.T., Maia, R., Dias, A., Podos, J. a Macedoc, R.H. 2014. Vocal output predicts territory quality in a Neotropical songbird. *Behavioural Processes*, **109**: 21-26.
- Marini, M.A. a Duraes, R. 2001. Annual patterns of molt and reproductive activity of passerines in south-central Brazil. *Condor*, **103**: 767-775.
- Martin, T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds – a life history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**: 453-487.
- McCain, C.H.M. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **18**: 346-360.
- Moreau, R.E. 1950. The breeding seasons of African birds- 1. Land birds. *Ibis*, **92**: 223-267.
- Morton, E.S. a Derrickson, K.C. 1996. Song ranging by the dusky antbird, *Cercomacra tyrannina*: Ranging without song learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **39**: 195-201.
- Nana, E.D., Sedláček, O., Doležal, J., Dančák, M., Altman, J., Svoboda, M., Majeský, D. a Hořák, D. 2015. Relationship between Survival Rate of Avian Artificial Nests and Forest Vegetation Structure along a Tropical Altitudinal Gradient on Mount Cameroon. *Biotropica*, **47**: 758-764.
- Nilsson, J.A. a Raberg, L. 2001. The resting metabolic cost of egg laying and nestling feeding in great tits. *Oecologia*, **128**: 187-192.
- Pérez, J. D. V., Fa, J. E., Castroviejo, J. a Purroy, F. J. 1994. Species richness and endemism of birds in Bioko. *Biodiversity & Conservation*, **3**: 868-892 v Graham, C.H., Smith, T.B. and Languy, M. 2005. Current and historical factors influencing patterns of species richness and turnover of birds in the Gulf of Guinea highlands. *Journal of Biogeography*, **32**: 1371-1384.
- Pineda-Diez de Bonilla, E., Leon-Cortes, J.L., a Rangel-Salazar, J.L. 2012. Diversity of bird feeding guilds in relation to habitat heterogeneity and land-use cover in a humanmodified landscape in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **28**: 369-376.
- Poulin, B., Lefebvre, G. a McNeil, R. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology*, **73**: 2295-2309.

- Proctor, J., Edwards, I.D., Payton, R.W. a Nagy, L. 2007. Zonation of forest vegetation and soils of mount cameroon, West Africa. *Plant Ecology*, **192**: 251-269.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness – a uniform pattern. *Ecography*, **18**: 200-205.
- Robbins, C.T. 1993. Wildlife feeding and nutrition. *Academic Press, New York*, pp. 352.
- Robinson, W.D., Robinson, T.R., Robinson, S.K. a Brawn, J.D. 2000. Nesting success of understory forest birds in central Panama. *Journal of Avian Biology*, **31**: 151-164.
- Russell, E.M., Yom-Tov, Y. a Geffen, E. 2004. Extended parental care and delayed dispersal: northern, tropical, and southern passerines compared. *Behavioral Ecology*, **15**: 831-838.
- Sakai, S., Momose, K., Yumoto, T., Nagamitsu, T., Nagamasu, H., Hamid, A.A. a Nakashizuka, T. 1999. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. *American Journal of Botany*, **86**: 1741-1741.
- Searcy, W.A. a Andersson, M. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**: 507-533.
- Sedláček, O., Vokurková, J., Ferenc, M., Nana, D.J., Albrecht, T. a Hořák, D. 2015. A comparison of point counts with a new acoustic sampling method: a case study of a bird community from the montane forests of Mount Cameroon. *Ostrich* **86**: 213–220.
- Serle, W. 1981. The breeding season of birds in the lowland rainforest and in the montane forest of West Cameroon. *Ibis*, **123**: 62-74.
- Slabbekoorn, H. a Smith, T. B. 2002. Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **357**: 493-503.
- Smith, T.B., Holder, K., Girman, D., O'Keefe, K., Larison, B. a Chan, Y. 2000. Comparative avian phylogeography of Cameroon and Equatorial Guinea mountains: implications for conservation. *Molecular Ecology*, **9**: 1505-1516.
- Stouffer, P.C., Johnson, E.I. a Bierregaard, R.O., Jr. 2013. Breeding seasonality in central Amazonian rainforest birds. *Auk*, **130**: 529-540.
- Stutchbury, B.J.M., Morton, E.S. a Piper, W.H. 1998. Extra-pair mating system of a synchronously breeding tropical songbird. *Journal of Avian Biology*, **29**: 72-78.
- Sueur, J., Gasc, A., Grandcolas, P. a Pavoine, S. 2012 Global estimation of animal diversity using automatic acoustic sensors. In Le Galliard JF, Guarini JM, Gaill F (eds), *Sensors for Ecology: Towards Integrated Knowledge of Ecosystems*, pp. 101–119. CNRS Editions. France.

- Tobias, J. A., Gammarra-Toledo, V., García-Olaechea, D., Pulgarin, P. C. a Seddon, N. 2011. Year-round resource defence and the evolution of male and female song in suboscine birds: social armaments are mutual ornaments. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**: 2118-2138.
- Topp, S.M. a Mennill, D.J. 2008. Seasonal variation in the duetting behaviour of rufous-and-white wrens (*Thryothorus rufalbus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**: 1107-1117.
- Tye, H. 1992. Reversal of breeding season by lowland birds at higher altitudes in Western Cameroon. *Ibis*, **134**: 154-163.
- Urban, E. K., Fry, C. H. a Keith, S. 1986. The birds of Africa. Volume II. *London: Academic Press*.
- Urban, E. K., Fry, H. C. a Keith, S. 1997. The birds of Africa. Volume V: thrushes to puffback flycatchers. *London: Academic Press*.
- Werema, C. 2015. Seasonal elevational movements of the little greenbul *Andropadus virens* in the Uluguru mountains, Tanzania. *African Journal of Ecology*, **53**: 253-256.
- Wikelski, M., Hau, M., Robinson, W.D. a Wingfield, J.C. 2003. Reproductive seasonality of seven neotropical passerine species. *Condor*, **105**: 683-695.
- Wikelski, M., Hau, M. a Wingfield, J.C. 1999. Social instability increases plasma testosterone in a year-round territorial neotropical bird. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **266**: 551-556.
- Wikelski, M., Hau, M. a Wingfield, J.C. 2000. Seasonality of reproduction in a neotropical rain forest bird. *Ecology*, **81**: 2458-2472.
- Wingfield, J. C., Lynn, S. a Soma, K. K. 2001. Avoiding the 'costs' of testosterone: ecological bases of hormone-behavior interactions. *Brain, Behavior and Evolution*, **57**: 239-251.
- Wingfield, J.C., Hahn, T.P., Levin, R. a Honey, P. 1992. Environmental predictability and control of gonadal cycles in birds. *Journal of Experimental Zoology*, **261**: 214-231.
- Wingfield, J.C., Hegner, R.E., Dufty, A.M. a Ball, G.F. 1990. The challenge hypothesis – Theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *American Naturalist*, **136**: 829-846.
- Wolfson, A. 1952. The cloacal protuberance: a means for determining breeding condition in live male passerines. *Bird-banding*, **23**: 159-165.
- Wright, S.J. a Cornejo, F.H. 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology*, **71**: 1165-1175.
- Wyndham, E. 1986. Length of birds breeding seasons. *American Naturalist*, **128**: 155-164.
- Young, B.E. 1994. The effect of food, nest predation and weather on the timing of breeding in tropical House Wrens. *Condor*, **96**: 341-353.

Appendix



Obr. 1 - Nížinný les – uzavřené korunové patro s nízkým bylinným podrostem, obrovské stromy s lištovitými náběhy. Foto: F. Luma Escobar



Obr. 2 - Submontánní les – otevřené plochy pokryté bylinami vzniklé a udržované především činností slonů pralesních (*Loxodonta cyclotis*). Foto: O. Sedláček



Obr. 3 - Horský les – nižší a otevřenější stromové patro s relativně hustým bylinným podrostem, množství epifytických mechů a lišejníků. Foto: O. Sedláček



Obr. 4 – Lejskovec rudobřichý (*Tersiphone rufiventer*), Monarchidae. Foto: D. Hořák



Obr. 5 - Lesknáček žlutobřichý (*Dyaphorophya concreta*), Platysteiridae. Foto: O. Sedláček



Obr. 6 – Lesknáček rudobrvý (*Platysteira cyanea*), Platysteiridae. Foto: D. Hořák



Obr. 7 – Vlevo bulbul malý (*Andropadus virens*), vpravo bulbul žlutovousý (*Andropadus latirostris*), Pycnonotidae. Foto: O. Sedláček



Obr. 8 – Stehlíkovec oranžovozobý (*Linurgus olivaceus*), Fringillidae. Foto: P. Munclinger



Obr. 9 – Bulbul horský (*Andropadus tephrolaemus*), Pycnonotidae. Foto: P. Munclinger



Obr. 10 – Bulbulec žlutavý (*Phyllastrephus icterinus*), Pycnonotidae. Foto: P. Munclinger



Obr. 11 – Bulbulec šedohlavý (*Phyllastrephus poliocephalus*), Pycnonotidae. Foto: O. Sedláček



Obr. 12 – Strdimil severní (*Cinnyris reichenowi*), Nectariniidae. Foto: P. Munclinger



Obr. 13 – Strdimil olivový (*Cyanomitra olivacea*), Nectariniidae. Foto: P. Munclinger



Obr. 14 – Strdimil kamerunský (*Cyanomitra oritis*), Nectariniidae. Foto: O. Sedláček



Obr. 15 – Timálie světlehrdlá (*Illadopsis rufipennis*), Pellorneidae. Foto: T. Albrecht



Obr. 16 – Timálie šedoprsá (*Kakamega poliothorax*), Arcanatoridae. Foto: P. Munclinger



Obr. 17 – Drozdík horský (*Cossypha isabellae*), Muscicapidae. Foto: D. Hořák



Obr. 18 – Pěňčák žlutozelený (*Macrosphenus flavicans*), Macrosphenidae, Sylvoidea. Foto: P. Munclinger



Obr. 19 – Prinie zelenohřbetá (*Urolais epichlora*), Cisticolidae, Sylvoidea. Foto: P. Munclinger



Obr. 20 – Budníček černohlavý (*Phylloscopus herberti*), Phylloscopidae, Sylvoidea. Foto: O. Sedláček



Obr. 21 – Ťuhýkovec černošklý (*Laniarius poensis*), Malaconotidae. Foto: O. Sedláček



Obr. 22 – Ťuhýkovec žlutoprsý (*Laniarius atroflavus*), Malaconotidae. Foto: D. Hořák